



Estudio ficológico de los **FONDOS DE MAËRL** y cascajo en el noroeste de la Península Ibérica

Viviana Peña Freire

TESIS DOCTORAL

A CORUÑA, 2010



UNIVERSIDADE DA CORUÑA



**Estudio ficológico de los fondos de
maërl y cascajo en el noroeste de la
Península Ibérica.**

Tesis Doctoral.

Viviana Peña Freire

A Coruña, 2010



UNIVERSIDADE DA CORUÑA



IGNACIO BÁRBARA CRIADO, Profesor Titular del Área de Botánica del Departamento de Bioloxía Animal, Bioloxía Vexetal e Ecoloxía de la Facultad de Ciencias de la Universidad de A Coruña.

DECLARA:

Que la presente memoria titulada “**Estudio ficológico de los fondos de maërl y cascajo en el noroeste de la Península Ibérica**” presentada por **VIVIANA PEÑA FREIRE** para optar el título de Doctora en Biología, ha sido realizada bajo su dirección.

Asimismo considera que dicho trabajo está en condiciones de ser defendido como “Doctor europeo” debido a que la tesis tiene una parte escrita en inglés y la citada alumna puede acreditar más de tres meses de estancia de investigación, relacionada con la presente tesis doctoral y realizada en otro país de la Unión Europea.

A Coruña, 1 de diciembre de 2009.

Ignacio Bárbara Criado

Agradecimientos

A través de la lectura de esta tesis creo que es fácil entrever la ilusión, empuje y buen hacer de muchas personas que han apoyado mi trabajo y han creído en mí. Todas sus aportaciones fueron de gran ayuda a la hora de ir encajando poco a poco las piezas de este rompecabezas tan complicado como puede parecer una tesis en su inicio. Una de las personas a quien más debo agradecer el enorme esfuerzo y dedicación prestados es a mi director Ignacio Bárbara. Mi más sincero agradecimiento por su iniciativa, constancia y ánimo inagotable que demuestras todos los días, tanto en el campo como en el laboratorio. A Javier Cremades quiero agradecerle todo su apoyo, su inestimable ayuda y consejos proporcionados. A Antonio Suárez por su colaboración y ayuda en los muestreos. A Rafael Riosmena, Walter H. Adey, Julio Afonso-Carrillo y Han-Gu Choi por su apoyo y ayuda en la identificación de las especies formadoras de maërl. A Vivian Husa, Kjersti Sjøtun, Frederick Leliaert, Jason M. Hall-Spencer, Christine Maggs, Daniela Basso, Enric Ballesteros, Jacques Grall, Juan Carlos Braga, Julio Aguirre y Ken Collins por su colaboración. A M^a Belén y Ada, de la unidad de microscopía de la UDC, y también a Miguel López (club de buceo Argos de Boiro) por proporcionar una valiosa información acerca de la arena de coral del entorno de la Isla Benencia. A mis compañeros de laboratorio Verónica, Carmen, Marta, Cristina, Óscar, Sergio y muy especialmente a Pilar, sin la cual no podría haber realizado muchos de los muestreos de esta tesis: muchas gracias por vuestro apoyo. Tampoco me quiero olvidar de mis antiguos compañeros de laboratorio Edgar, Xacobo, Silvia, César Peteiro, Alfredo y especialmente César López que ha colaborado en algún muestreo, ni de Marta Tibaldo, Antonio Secilla, Emilio Soler y Gustavo Hinojosa, grandes amigos y compañeros en la distancia. A Antonio Secilla tengo que agradecerle además el diseño de la portada de tesis y sus consejos de edición. A las niñas de ecología Lucía, María Quintela, Lúa, Belén e Isabel y a Carlos Caramelo, Manuel, Marcos y David por su ánimo y apoyo. A mis compañeros y amigos de la Universidad de Santiago: Vicente, María, Elena y sobre todo a Javi por su ayuda en algunos buceos en las rías de Ferrol y Arousa. A todos los amigos que tengo la suerte de tener a mi lado: Alicia, Roberto, Alba, Ruth, María Pan, Patri, Bea, Inma, Sirka, Noe, Ange, Marina, Rubén y Fugy. Noe, gracias además por resolver mis dudas con la cartografía. Enrique, no me olvido de ti, graciñas por todo.

Quiero también agradecer a los supervisores de las estancias de investigación realizadas a lo largo de esta tesis: Matthew Dring (Queen's University Marine Lab), Gudmundur Helgason (Sandgerdi Marine Centre), Jacques Grall (Institut Universitaire Européen de la Mer) y Rafael Riosmena (Universidad de Baja California Sur) y también a las entidades que las han posible: Unión Europea (programas Marie Curie y ARI-HP) y Universidade da Coruña. Finalmente, agradecer a la Universidade da Coruña la concesión de una beca predoctoral, así como a la Xunta de Galicia y al Ministerio de Ciencia y Tecnología la concesión de los proyectos de investigación PGIDIT03PXIB10301PR y CGL2006-03576/BOS (FEDER) que han financiado la presente investigación.

Dedicada a mi familia, a mis padres y hermano, por su apoyo incondicional desde el principio.

Índice temático

Introducción.	1
Objetivos.	6
Área de estudio.	7
Capítulo 1. Distribución y cartografía de los fondos de maërl en Galicia.	
-Introducción y antecedentes.	9
-Objetivos.	12
-Metodología.	12
-Resultados y discusión.	
A.-Distribución de los fondos de maërl.	17
B.-Descriptiva y extensión de los fondos de maërl.	36
C.-Comparación con otras regiones europeas.	42
D.-Morfotipos del maërl de Galicia y su relación con el hábitat.	45
E.-Publicaciones.	
1.-Biological importance of an Atlantic maërl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula).	89
2.-Distribution of the Galician maërl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of areas in future conservation actions of the Galician maërl.	103
Capítulo 2. Estudio florístico de los fondos gallegos de maërl y cascajo.	
-Introducción y antecedentes.	121
-Objetivos.	124
-Metodología.	124
-Resultados y discusión.	
<u>Especies formadoras de maërl.</u>	
A.-Descriptiva de las especies formadoras de maërl.	131
B.-Clave de identificación de especies formadoras de maërl.	137
C.-Publicaciones.	
1.-Diferenciación morfológica y anatómica entre <i>Lithothamnion corallioides</i> y <i>Phymatolithon calcareum</i> (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica).	139

2.- <i>Mesophyllum sphaericum</i> sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming species for the NE Atlantic.	147
<u>Flora asociada.</u>	
A.-Catálogo de la flora epibionte del maërl y cascajo.	192
B.-Clave de las especies costrosas.	290
C.-Comentarios florísticos.	293
D.-Distribución de las especies asociadas a los fondos de maërl y cascajo por rías, sustratos y meses del año.	297
E.-Comparación de la flora asociada a fondos de maërl en Galicia con el Atlántico europeo y Mediterráneo.	309
F.-Flora asociada y especies formadoras de los fondos de maërl de Galicia y Europa.	312
G.-Publicaciones.	
1.-Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada.	328
2.-Revision of the genus <i>Dasya</i> (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species <i>Dasya sessilis</i> Yamada for the European Atlantic coasts.	348
3.- <i>Cladophora rhodolithicola</i> sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maerl beds.	363
4.-Estructuras sexuales en poblaciones naturales europeas de la especie alóctona <i>Heterosiphonia japonica</i> (Ceramiales, Rhodophyta).	379
5.-New records of crustose algal species associated to subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain).	385
Capítulo 3. Dinámica estacional de la comunidad de maërl en Galicia	
-Introducción y Antecedentes.	409
-Objetivos.	411
-Metodología.	411
-Resultados y discusión.	
A.-Variación estacional de la flora asociada a los fondos de maërl.	416
B.-Comparación con otras áreas europeas.	420
C.-Seguimiento estacional de tres bancos de maërl someros.	422

D.-Publicación.	
1.-Seasonal patterns in the maërl community: case study of shallow subtidal European Atlantic beds.	424
Capítulo 4. Estado de conservación de los fondos de maërl gallegos	
-Introducción y Antecedentes.	443
-Objetivos.	446
-Metodología.	447
-Resultados y discusión.	
A.-Impacto de la acuicultura del mejillón sobre los fondos de maërl.	454
B.-Especies alóctonas en los fondos de maërl y cascajo.	461
C.-Actividades potencialmente dañinas para los fondos de maërl.	472
D.-Protección de los fondos de maërl de Galicia y áreas a considerar en futuros planes de conservación.	479
E.-Actuaciones para el plan de conservación de los fondos de maërl de Galicia.	524
F.-Publicaciones.	
1.-Maërl community in the northwestern Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes.	533
2.- <i>Chrysomenia wrightii</i> (Rhodomeniales, Rhodophyta) a new non-native species for the European Atlantic Coast.	562
3.-Present distribution and possible vectors of introductions of the alga <i>Heterosiphonia japonica</i> (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe.	572
General summary.	593
Resumen y conclusiones.	600
Listado cronológico de publicaciones.	609
Referencias bibliográficas.	611

INTRODUCCIÓN.

El maërl y el cascajo comprenden sustratos blandos frecuentemente confundidos en estudios de caracterización de fondos marinos, así como en la simbología de la cartografía marina. De hecho, estos sustratos presentan porcentajes variables de maërl y cascajo y cierta dominancia de guijarros, arena e incluso fango. Se denominan fondos de maërl (o rodolitos) a los generados por la acumulación de algas coralináceas no geniculadas de vida libre, mientras que los fondos de cascajo están compuestos por la acumulación de restos de conchas.

La identidad de las propias algas coralináceas ha sido controvertida desde los inicios de su investigación. Si bien durante la primera mitad del siglo XVIII, las algas coralináceas y los corales eran considerados vegetales (Sloane 1707, Ray 1724), más tarde Ellis (1768) y otros autores afirmaban que todos los organismos calcáreos eran animales. Este debate continuó hasta que en el siglo XIX se confirmó la naturaleza vegetal de las algas coralináceas (Philippi 1837, Kützing 1841, Decaisne 1842, Harvey 1847). A partir de este período, se produjo una etapa de descripción prolífica de nuevas especies de algas coralináceas no geniculadas, muchas de ellas aportadas por Foslie (autor de 474 especies y variedades según Woelkerling 1988). En la actualidad, se han logrado grandes avances en la investigación taxonómica de este grupo de algas, en gran parte gracias al asentamiento de criterios de diagnóstico más consistentes y al creciente empleo de herramientas moleculares; sin embargo, aún sigue habiendo táxones problemáticos e incongruencias taxonómicas que poco a poco, se espera, vayan resolviéndose.

Fruto de esta serie de confusiones históricas, del estudio de las algas coralináceas bajo diferentes disciplinas científicas, de la gran variabilidad morfológica y extensa distribución de este grupo de algas, han surgido diferentes términos para denominar las algas coralináceas no geniculadas de vida libre. Los primeros estudios biológicos realizados durante la primera mitad del siglo XVIII emplearon el término "nódulo". Paralelamente, se desarrollaron estudios geológicos que aplicaron el término "nódulo algal" o bien "onkoid" u "oncolito", este último propuesto para denominar aquellas partículas sedimentarias recubiertas por sucesivas capas de algas, bien sean algas coralináceas, clorófitas o cianófitas (Logan *et al.* 1969, Siesser 1972). Sin embargo, desde la consideración del valor palaecológico de las coralináceas, Bosellini & Ginsburg (1971) plantearon el término "rodolito" ("rhodolith", que significa piedra roja) con el objeto de emplear una terminología descriptiva más adecuada para este tipo de algas. Posteriormente, se sugirió también el término "rhodoid" aunque fue deshechado debido a la existencia del término "rodolito" ya en uso (Bosence 1983a). En la actualidad se emplean

también otros términos tales como "coating" (nódulos cuya composición en algas coralináceas no supera el 50%, Steneck 1986), "prâlines" (pequeños nódulos redondeados monoespecíficos de sección compacta, sin cavidades macroscópicas que llegan a desarrollar protuberancias tuberculares o ramas, Basso 1998, Bressan & Babbini 2003) o "boxwork" (rodolitos multiespecíficos que presentan en sección numerosas cavidades macroscópicas, Basso 1998, Bressan & Babbini 2003). En este sentido, también hay que resaltar la presencia en la costa mediterránea de otro tipo de bioconcreción calcárea conocida como "coralígeno", el cual comprende aquellos sustratos marinos duros de origen biogénico compuestos principalmente por acumulación de algas coralináceas incrustantes que crecen en ambientes esciófilos, registrados entre 20-120 m de profundidad (Ballesteros 2006).

En la costa atlántica europea, el término "maërl" está bastante extendido para denominar a las coralináceas de vida libre, ramificadas, vivas o muertas, que suelen formar depósitos extensos conocidos como bancos de maërl (Irvine & Chamberlain 1994, Birkett *et al.* 1998). El término "maërl" fue empleado por primera vez por Lemoine (1910) para describir los bancos de coralináceas de vida libre que formaban extensos depósitos en la Bretaña francesa y que se explotaban directamente para corregir la acidez de los suelos agrícolas. Según López-Benito (1963), esta práctica difundida también por Gran Bretaña se remonta al siglo XII, época en el que se publicó una prohibición temporal de la recolección de lo que se conocía bajo el nombre de "tange". Frente a estas interpretaciones, Cabioc'h (1997) opina que "maerl" procede de "marga" (formaciones sedimentarias calcáreas lacustres) y que, contrariamente a lo que se piensa acerca de su origen bretón, probablemente derive del término latino "margella" (= coral). Más tarde, Steneck (1986) lo redefine bajo el nombre "maerls" o "marls" para denominar las algas coralináceas ramificadas de vida libre formadas por una sola especie.

Si se compara el término "maërl" (o "maerl") con "rodolito", la mayoría de los estudios emplean uno u otro en función de la naturaleza del nódulo central: "maërl" (o "maerl") en el caso de estar compuesto exclusivamente por coralináceas o "rodolito" si presenta o no un nódulo central no algal. (Bosence 1983a, Steneck 1986, Irvine & Chamberlain 1994, Birkett *et al.* 1998, Foster *et al.* 1997, Marrack 1999, Foster 2001, Bressan & Babbini 2003). Aparte de su composición, otros estudios aplican ambos términos según presenten o no ramificación ("maërl" si hay ramificación, "rodolito" si no la presenta, Atabey 1998), o bien se denomina "maërl" a los fragmentos derivados de "rodolitos" ramificados (Freiwald *et al.* 1991, Freiwald 1995), o también se emplea "maërl" para referirse a los depósitos de coralináceas y "rodolito" para denominar los especímenes que lo forman (Bordehore *et al.* 2003).

En la presente tesis se ha optado por emplear el término europeo “maërl” para denominar las algas coralináceas no geniculadas ramificadas de vida libre compuestas por un nódulo central algal de la misma naturaleza, las cuales forman depósitos en los fondos marinos gallegos, generalmente mixtos con cascajo y arena y, ocasionalmente, con guijarros y fango. De forma excepcional, se utiliza el término “rodolito” para denominar a determinados ejemplares de *Lithophyllum incrustans* cuyo nódulo central está compuesto por guijarros. En este sentido, también hay que señalar que en Galicia el maërl presenta diversos términos locales (“arena de coral”, “arneste”, “bruja”, “coral”, “escoira”), lo cual indica el peso de esta formación vegetal en los fondos de las rías gallegas.

El hecho de que las especies formadoras de maërl sean estudiadas por diferentes disciplinas científicas se debe fundamentalmente a la versatilidad que éstas presentan. Probablemente se trata de uno de los grupos de algas de mayor amplitud geográfica, climática y batimétrica, estando ampliamente citadas por todo el mundo; desde regiones polares a tropicales y desde el nivel intermareal inferior hasta 250 m de profundidad (Bosence 1983a, Steneck 1986, Foster 2001), lo cual las hace especialmente adecuadas para estudios termobiogeográficos (Adey & Steneck 2001). Por otra parte, presentan una baja tasa de crecimiento estimada entre 0.01-5 mm año⁻¹ (Adey & McKibbin 1970, Bosence 1980, Potin *et al.* 1990, King & Schramm 1982, Fazakerley & Guiry 1998, Blake & Maggs 2003, Bosence & Wilson 2003, Rivera *et al.* 2004, Steller *et al.* 2007) y su composición química es fundamentalmente carbonatada (López-Benito 1963, Alexandersson 1974, Cabioc’h & Giraud 1986, Blunden *et al.* 1997). Ambas propiedades las convierte en indicadores muy fiables en estudios paleoecológicos y paleoambientales dada su buena conservación en depósitos fósiles (Miranda 1935, Siesser 1972, Bosence & Pedley 1982, Freiwald *et al.* 1991, Basso 1994, Basso & Tomaselli 1994, Vannucci *et al.* 1997, Basso *et al.* 1998, 2006, Baceta *et al.* 2005, Brandano *et al.* 2005, Halfar & Mutti 2005, Aguirre *et al.* 2007, Braga & Bassi 2007, Kamenos *et al.* 2008a, 2009, Bassi *et al.* 2009). Asimismo, el estudio de estos registros fósiles aporta una información muy valiosa acerca de la evolución de este grupo de algas (Tomás *et al.* 2007, Aguirre *et al.* 2009).

Desde un punto de vista ecológico, los fondos de maërl juegan un papel importante a varios niveles. Por una parte, desempeñan una función importante en el mantenimiento del pH del mar (Canals & Ballesteros 1997, Bosence & Wilson 2003, Martin *et al.* 2007b) y en procesos de regulación del clima, al intervenir en ciclos globales de determinados elementos (Kamenos *et al.* 2008b). En la costa atlántica europea se les considera, además, un hábitat costero de elevada diversidad y uno de los de mayor productividad (Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, 2003, Martin *et al.* 2005). Sin embargo, las características intrínsecas del maërl (naturaleza calcárea,

lento crecimiento) y su explotación directa e indirecta hace que los fondos de maërl sean especialmente sensibles a numerosos impactos derivados de actividades antrópicas (López-Benito 1963, Blunden *et al.* 1981, Hily *et al.* 1992, Grall & Glémarec 1997, De Grave & Whitaker 1999, De Grave *et al.* 2000, Gray *et al.* 2000, Hall-Spencer & Moore 2000, BIOMAERL Team 1999, 2003, Bordehore *et al.* 2003, Bosence & Wilson 2003, Grall 2003, Grall & Hall-Spencer 2003, Hall-Spencer *et al.* 2003, 2006, Kamenos *et al.* 2003, Wilson *et al.* 2004, Hall-Spencer & Bamber 2007, Peña & Bárbara 2008a) así como a fenómenos globales de acidificación del mar y al cambio climático (Hall-Spencer *et al.* 2008a, Basso 2009, Nelson 2009). Todas estas particularidades confieren a los fondos de maërl un gran valor ecológico dentro del contexto geográfico europeo.

En Galicia existen varios antecedentes de estudio de los fondos de maërl bajo diferentes enfoques de investigación (florísticos, faunísticos y ecológicos). Aunque en su mayoría son puntuales y de carácter parcial, el estudio de Adey & McKibbin (1970) se ha convertido en un trabajo de referencia acerca de la taxonomía y fisiología de dos de las principales especies formadoras de maërl en Europa, *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*. También hay que resaltar el estudio faunístico y ecológico realizado por el equipo europeo BIOMAERL en la Ría de Vigo (BIOMAERL Team 1999, 2003). Aparte de los estudios florísticos que aparecen detallados en los sucesivos capítulos de la presente tesis, existen antecedentes sobre la elevada diversidad de fauna asociada a los fondos de maërl y cascajo de Galicia. Según el equipo BIOMAERL (BIOMAERL Team 1999, 2003), la fauna asociada asciende a 431 especies sin contar el taxon Bryozoa para el cual se encuentran algunas citas en otros estudios más específicos (Lanza-Suárez & Fernández-Pulpeiro 1984, Reverter-Gil & Fernández-Pulpeiro 2001). La mayoría de antecedentes de fauna se centran en la Ría de Arousa; Cadée (1968) realizó un estudio malacológico de toda la ría en el que se incluyen muestras recolectadas en maërl. Mas tarde, Mora (1980) indicó que la endofauna asociada de los fondos de maërl de esta ría correspondería a la comunidad de *Venus fasciata* (Da Costa, 1778), equiparable a una de las observadas en los fondos de maërl de la Bretaña francesa (Cabioc'h 1968) e Irlanda (Keegan 1974). Por otra parte, en Solórzano *et al.* (1991) aparecen citadas 39 especies de poríferos asociadas a un fondo de maërl situado entre los 10 y 32 m de profundidad en la Ría de Arousa, de las cuales las especies *Plocamiancora* sp., *Pronax lieberkühni* (Burton, 1930) y *Microciona duplex* (Sara, 1958) destacaron por su abundancia, así como la especie *Ficulina ficus* (Linnaeus, 1767) en muestras de maërl que presentaban mayor contenido de partículas limosas. Según estos autores, los fondos de maërl propician el establecimiento de especies poríferas esciófilas que suelen encontrarse a mayor profundidad en otros hábitats. Fuera de la Ría de Arousa,

únicamente existe un antecedente en la Ría de Ferrol acerca de la malacofauna asociada a un fondo de maërl situado entre 6 y 9 m de profundidad (Urgorri *et al.* 1992); en él fueron registradas un total de 66 especies, fundamentalmente gasterópodos (48 especies), bivalvos y poliplacóforos. Según estos autores, la mayoría de especies recolectadas son típicas de fondos duros, aunque en el área de estudio se registró una mayor densidad de ejemplares favorecidos por la estructura tridimensional que generan las ramificaciones del maërl.

En cuanto a los trabajos realizados en Galicia sobre los fondos de maërl y su flora asociada (Hamel 1928, Miranda 1934, 1936, Seoane-Camba 1960, Koldijk 1968, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Adey & McKibbin 1970, Niell 1970, Otero-Schmitt 1993, Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2002, 2003, 2004, BIOMAERL Team 1999, 2003, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) se puede afirmar que los fondos de maërl están repartidos en varias rías. Sin embargo, los estudios florísticos son más variables en contenido ya que mientras algún estudio cita hasta 115 especies de algas asociadas (Donze 1968), trabajos recientes tan sólo aportan un listado provisional de 16 especies de algas asociadas a fondos de maërl de la Ría de Vigo (BIOMAERL Team 1999, 2003). Dada la dispersión de información y el carácter parcial de la mayoría de los estudios sobre un hábitat tan relevante y extendido en las rías gallegas, así como el enorme potencial de diversidad florística asociada a los fondos de maërl en Galicia, se ha considerado necesario acometer la presente tesis sobre los fondos de maërl de Galicia. También se ha incluido el estudio de los fondos de cascajo debido a la escasez de información acerca de este tipo de sustrato marino, también extendido en los fondos marinos gallegos. Todos los resultados y conclusiones obtenidas en cada capítulo de la presente tesis esperan contribuir a un mejor conocimiento del entorno marino y su diversidad, así como a promover una mayor concienciación social acerca de la necesidad de proteger los valores marinos naturales.

OBJETIVOS.

Partiendo de la idea principal sobre el estudio de los fondos de maërl y cascajo, se han establecido objetivos parciales que contemplan la distribución y extensión de los bancos, las especies formadoras y su flora asociada, la dinámica estacional de la comunidad de maërl y el estado de conservación de los fondos de maërl gallegos. Los objetivos se han tratado en cuatro capítulos o unidades de estudio, en los que se desarrolla de forma independiente la introducción, antecedentes, metodología, resultados y discusión, así como publicaciones relacionadas. Aunque el objeto final es el estudio ficológico de los fondos de maërl y cascajo como un todo, se ha optado por la estructura en capítulos para facilitar la lectura de la tesis y la búsqueda de información. A continuación se enumeran los cuatro objetivos desarrollados en la presente tesis.

1.- Distribución y cartografía de los fondos de maërl en Galicia.

- 1.1.- Localización y cartografiado de los fondos de maërl gallegos, descriptiva ambiental y extensión de los mismos.
- 1.2.- Comparación de los fondos de maërl gallegos con los de otras regiones europeas.
- 1.3.- Estudio de los morfotipos del maërl de Galicia y su relación con el hábitat.

2.- Estudio florístico de los fondos gallegos de maërl y cascajo.

- 2.1.- Descripción de las especies formadoras de maërl.
- 2.2.- Descripción de la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo.
- 2.3.- Comparación de la flora asociada a los fondos de maërl de Galicia con la de otras regiones europeas.

3.- Dinámica estacional de la comunidad de maërl en Galicia.

- 3.1. Estudio de la variación estacional de la flora asociada a los fondos de maërl.
- 3.2. Relación de la estacionalidad de la flora asociada con las variables ambientales temperatura y PPFD (irradiancia).

4.- Estado de conservación de los fondos de maërl gallegos.

- 4.1.- Estudio del impacto de la acuicultura del mejillón sobre los fondos de maërl y cambios a largo plazo producidos en las poblaciones de maërl.
- 4.2.- Evaluación de la incidencia de especies alóctonas en los fondos de maërl.
- 4.3.- Detección de actividades potencialmente dañinas para los fondos de maërl.
- 4.4.- Valoración del estado de conservación de los fondos de maërl de Galicia y selección de áreas de interés a considerar en futuros planes de conservación.
- 4.5.- Propuesta de acciones a desarrollar y medidas de protección para la conservación de los fondos de maërl de Galicia.

ÁREA DE ESTUDIO.

Galicia se encuentra situada en el noroeste de la Península Ibérica. Se caracteriza por presentar un clima húmedo atlántico con temperaturas suaves en verano ($>22^{\circ}\text{C}$ de media) e invierno ($5-9^{\circ}\text{C}$ de media) junto a una alta humedad relativa (70-80%) y elevado régimen pluviométrico, especialmente en los meses más fríos (Rey 1993a). Se trata de una región con relieve accidentado, aunque con una altitud media no muy elevada (500 m). Su origen se remonta al basamento hercínico, vinculado estructural y morfológicamente con el Macizo Hespérico en el cual el principal componente es el granito. Como resultado de la orogenia alpina durante el Terciario, la región resultó fracturada dando lugar a un conjunto de plataformas y bloques con diferentes alturas. Los movimientos de ascenso y descenso de estos bloques, las oscilaciones eustáticas durante el Pleistoceno y el efecto erosivo de los ríos han sido determinantes en el origen de las rías gallegas (Vidal-Romaní 1984, Rey 1993a, Evans & Prego 2003, Mendez & Vilas 2005). En las rías se concentra gran parte de la línea de costa de Galicia, de carácter recortada y sinuosa estimada en 1720 km. Tradicionalmente, las rías gallegas se dividen en dos áreas (Rías Altas y Rías Baixas) según se encuentren al norte o sur del Cabo Finisterre; aunque estudios geológicos, hidrográficos y biológicos diferencian un tercer sector denominado Rías Medias o Centrales que agrupa aquellas rías próximas al área de mayor intensidad de afloramiento situadas entre Cabo Finisterre y Cabo San Adrián (Torre 1958, M. Varela *et al.* 2005).

Las Rías Altas incluyen las rías de Ribadeo (8.5 km^2), Foz, Viveiro (27 km^2), Barqueiro (10 km^2), Ortigueira (38 km^2), Cedeira (5 km^2), Ferrol (21 km^2), Ares-Betanzos (73 km^2) y A Coruña (19 km^2). Las Rías Medias o Centrales engloban las rías de Corme-Laxe (6.5 km^2) y Camariñas (15 km^2) (Oliver y Román 1951, De Castro *et al.* 2004, Gómez-Gesteira & Dauvin 2005, M. Varela *et al.* 2005, Álvarez *et al.* 2009, Fig. 1). Las Rías Baixas destacan por su superficie y por su profundidad (Fig. 1): Muros-Noia (120 km^2), Arousa (252 km^2), Pontevedra (141 km^2) y Vigo (176 km^2). Todas ellas presentan una orientación SO-NE (Fig. 1) y tienen forma de embudo con un canal central que alcanza profundidades máximas de 40-60 m en la parte externa de la ría a 5-10 m en la parte más interna, cercana a la desembocadura del río (Rey 1993b, Vilas *et al.* 1995, 2008, De Castro *et al.* 2000, Mendez & Vilas 2005). A excepción de la Ría de Muros-Noia, el resto de rías presenta islas en su cara más externa, tales como los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes (rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, respectivamente) las cuales confieren a estas rías unas características hidrológicas particulares. Asimismo, la Ría de Pontevedra contiene una ría de

menor entidad –la Ría de Aldán- y la Ría de Vigo se continúa hacia el sur en la Ensenada de Baiona.

Cada ría presenta unas características hidrológicas y sedimentológicas particulares. De ahí que hayan sido objeto de numerosos estudios, especialmente las de las Rías Baixas por su complejidad y relevancia dentro del sector pesquero y marisquero de Galicia. Un elemento común a las mismas y de notable influencia en la dinámica de nutrientes, son los procesos de afloramiento o upwelling que suelen producirse entre marzo-abril y septiembre-octubre generados por dominancia de vientos de componente norte a raíz de la diferencia de presión atmosférica entre la Península Ibérica y las Islas Azores (R.A. Varela *et al.* 2005). El régimen de marea está considerado de tipo semidiurno con un rango mareal medio de 3 m, y registros de 3.8 m durante las mareas vivas. La temperatura del agua suele oscilar entre 10-11° C en invierno y 18° C (e incluso 24° C) durante verano (Rey 1993b, Bárbara *et al.* 2005a). En un contexto biogeográfico, Galicia se encuadra dentro de la subregión 1 Atlántico noreste templado-cálida (WNE₁, Hoek & Breeman 1990) o provincia Lusitánica (Hoek 1975).

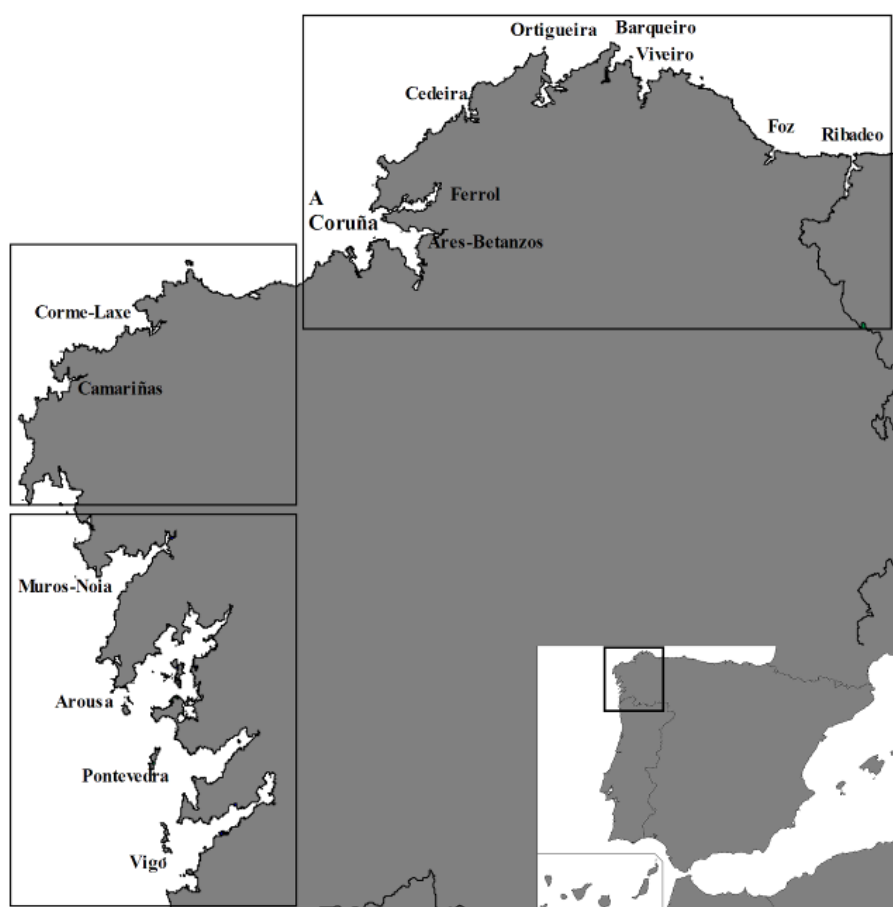


Figura 1. Localización de los sectores de rías gallegas.

CAPÍTULO 1. DISTRIBUCIÓN Y CARTOGRAFÍA DE LOS FONDOS DE MAËRL EN GALICIA.

Introducción y antecedentes

Los fondos de maërl constituyen un hábitat generalmente infralitoral cuya profundidad varía dependiendo del área de estudio. Mientras que en algunas regiones de la costa atlántica europea (Irlanda, Bretaña francesa) se ha citado maërl en el nivel litoral inferior (Jacquotte 1962, Bosence 1976, 1980, Hily *et al.* 1992, Birkett *et al.* 1998), en la costa mediterránea no aparece hasta una profundidad superior a los 20 m, al igual que los fondos de coralígeno (Jacquotte 1962, Ballesteros 1988, 1992, 2006, BIOMAERL Team 1999, UNEP 2009). Los fondos de maërl aparecen generalmente asociados a fondos marinos de sustrato blando (Lemoine 1910, Cotton 1912, Jacquotte 1962, Cabioc'h 1969, Bosence 1976, Ballesteros 1988, Hily *et al.* 1992, Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999). En Irlanda, parte del área denominado como "crl" en cartas náuticas está ocupado por fondos de maërl (Blunden *et al.* 1981); en Galicia, Miranda (1934) indicó lo mismo pero para el término "cascajo". La presencia de maërl en fondos blandos se ha considerado como una adaptación de las propias algas coralináceas para lograr la colonización de este tipo de sustratos inestables (Basso 1996). En la costa atlántica europea, el maërl se encuentra en una gran variedad de tipos de costa: desde mar abierto a ambientes más protegidos del oleaje (Hall-Spencer *et al.* 2008b). Las condiciones hidrodinámicas se consideran uno de los factores más importantes en la distribución del maërl (Jacquotte 1962, Bosence 1976, 1983a, Marrack 1999, Foster 2001). Un umbral mínimo de movimiento del agua es necesario para evitar la deposición del sedimento fino sobre el maërl y permitir su rotación facilitando que toda la superficie del alga reciba luz (Steneck 1986). Pero también el maërl está limitado a una intensidad máxima de movimiento a partir de la cual se produciría la fractura y destrucción de los individuos; por ejemplo, se ha visto que en la Bretaña francesa y en el sur de Inglaterra los fondos de maërl aparecen en áreas sometidas a una intensidad de corriente inferior a 1 ms^{-1} ($0.10\text{--}1 \text{ ms}^{-1}$ y $0.37\text{--}0.80 \text{ ms}^{-1}$, respectivamente, Hall-Spencer *et al.* 2008b, REBENT 2009). Tales condiciones hidrodinámicas se ven reflejadas en la descripción de áreas con ripples y megaripples en los cuales el maërl vivo (que generalmente presenta un tamaño mayor que los fragmentos de maërl muerto) tiende a depositarse en la parte céntrica del ripple y el maërl muerto en las crestas (Bosence 1976, Blunden *et al.* 1981, BIOMAERL Team 1999, De Grave *et al.* 2000). El factor hidrodinámico se ha indicado, además, como uno de los responsables de la

forma de crecimiento, grado de esfericidad y densidad de ramificación del maërl (Bosellini & Ginsburg 1971, Bosence 1976, 1980, 1983b, Steneck 1986, Woelkerling *et al.* 1993, Steller & Foster 1995, Basso 1996, 1998, Foster *et al.* 1997, Marrack 1999, Goldberg 2006, Peña & Bárbara 2008b, Basso *et al.* 2009). En la morfología resultante también se le atribuye un papel importante a los procesos de bioturbación por fauna asociada, así como al tipo particular de crecimiento de cada especie formadora de maërl (Steller & Foster 1995, Marrack 1999, Riosmena-Rodríguez *et al.* 1999, Goldberg 2006, Rosas-Alquicira *et al.* 2009).

En las costas europeas las primeras referencias sobre fondos de maërl se sitúan en Noruega (Foslie 1895, Freiwald 1995), Bretaña francesa (Lemoine 1910), Islas Británicas (Cotton 1912) y en el Mediterráneo (Huvé 1955). Posteriormente se han publicado más trabajos de índole florístico y faunístico en los que se aporta información acerca de la localización de fondos de maërl tanto de la costa atlántica (Sneli 1968, Adey 1968, Cabioc'h 1968, Cabioc'h 1969, 1974, Alexandersson 1974, Keegan 1974, Bosence 1976, Blunden *et al.* 1977, 1981, Farnham & Jephson 1977, Gunnarsson 1977, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Maggs 1983, Maggs & Guiry 1987, Hily *et al.* 1992, Ballesteros 1993a, Freiwald 1995, BIOMAERL Team 1999, De Grave & Whitaker 1999, Grall 2003, Kamenos *et al.* 2004a, Hinojosa *et al.* 2009, Leliaert *et al.* 2009, Rosas-Alquicira *et al.* 2009) como en la costa mediterránea (Jacquotte 1962, Péres & Picard 1964, Gómez *et al.* 1986, Ballesteros 1988, 1992, Soto 1990, Ballesteros *et al.* 1993, Basso 1994, 1998, Atabey 1998, BIOMAERL Team 1999, Bordehore *et al.* 2003, Castriota *et al.* 2005). Trabajos recientes han aplicado nuevas técnicas de prospección y cartografiado de fondos de maërl mediante sistemas de vídeo y acústica (De Grave *et al.* 2000, Hily & Grall 2003, Rendas 2003, Ryan *et al.* 2007, Halfar *et al.* 2009, Savini *et al.* 2009, UNEP 2009), cuyos resultados aparecen representados mediante sistemas de información geográfica. Para la costa atlántica europea, la cartografía más reciente de los fondos de maërl aparece recogida en Hall-Spencer *et al.* (2008b).

La consideración del término "banco de maërl" varía en función de los estudios y, por tanto, influye en la cuantificación de los mismos. Boillot (1964) estimó como banco de maërl aquel sedimento compuesto por ramas de algas calcáreas en un porcentaje superior al 50%. Mientras que Cabioc'h (1968) consideró un banco de maërl a aquel cuya fracción superficial de algas calcáreas arbusculares era lo suficientemente importante como para influir en la composición de la población. Recientemente, BIOMAERL Team (1999) rebajó la fracción superficial de maërl a un 20% para ser considerado un banco de maërl. Por otra parte, Grall (2002) observó que espesores de maërl superiores a 0.5 cm (o bien un 20% de fracción superficial de maërl) generan efectos significativos en el sedimento marino homogéneo.

La variabilidad morfológica del maërl también propició el desarrollo de importantes estudios taxonómicos en Europa, en los cuales se establecieron variedades y formas de los géneros formadores de maërl (*Lithothamnion* y *Phymatolithon*) en función de la morfología y tamaño (Foslie 1895, Lemoine 1910, Cabioc'h 1966, 1969). Estos trabajos conforman a su vez los primeros estudios realizados sobre la morfología de los fondos de maërl en Europa. En la Bretaña francesa, Lemoine (1910) reconoció además de la forma típica de *Phymatolithon calcareum* (f. *calcareum* (Pallas) Areschoug), otras cuatro formas (f. *major* Lemoine, f. *crassa* Lemoine, f. *squarrulosa* Foslie y f. *compressa* M'Calla). Posteriormente, Cabioc'h (1969) añadió tres variedades de *P. calcareum* (f. *simpliciscula* Cabioc'h, f. *pseudosubvalida* Cabioc'h, f. *pseudoflabelligera* Cabioc'h). Además, citó dos variedades de *Lithothamnion corallioides*: *L. corallioides* var. *minima* y *L. corallioides* var. *corallioides*, esta última bajo seis formas diferentes (f. *corallioides* Crouan, f. *subsimplex* Batters, f. *subvalida* Foslie, f. *australis* Foslie, f. *flabelligera* Foslie y f. *globosa* Cabioc'h). Finalmente, Bosence (1976) relacionó algunas morfologías descritas por Lemoine (1910) y Cabioc'h (1966, 1969) con las observadas en un fondo de maërl de Irlanda sometidas a diferentes condiciones hidrodinámicas. Así, *L. corallioides* var. *corallioides* y *P. calcareum* f. *squarrulosa* fueron asignadas a la morfología esferoidal, *P. calcareum* f. *calcareum* a la elipsoidal y *P. calcareum* f. *compressa* a la discoidal.

En cuanto al conocimiento previo de la existencia de fondos de maërl en Galicia, existen diversas referencias centradas en las Rías Baixas. En esta área geográfica, el maërl es conocido bajo diferentes nombres: "brujal" (rías de Muros-Noia y Arousa), "coral", "arena de coral" o "escoira" (Ría de Arousa) y "arneste" (Ría de Pontevedra), lo cual indica que el maërl es un elemento común en la costa gallega. Sin embargo, existe un desconocimiento generalizado sobre la localización exacta del mismo en el entorno de las rías. A excepción de la Ría de Arousa, para la cual existen mapas previos más o menos detallados de la distribución de los fondos de maërl (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980), en el resto de las rías se conocen únicamente localidades puntuales (Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Adey & McKibbin 1970, Urgorri *et al.* 1992, Otero-Schmitt 1993, BIOMAERL Team 1999, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002; Bárbara *et al.* 2004) o bien se proporciona información muy generalizada de maërl a lo largo de toda la ría (Seoane-Camba 1960). Adicionalmente, en el estudio de poblaciones infralitorales de *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie y *L. ochroleuca*, López Varela (2000) cita algunas localidades con maërl en las Rías Baixas. Únicamente Miranda (1934), Donze (1968), Koldijk (1968), Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968), Mora (1980), Urgorri *et al.* (1992) y Bárbara *et al.* (2004) dieron una estima de abundancia o grado de cobertura de maërl en las áreas de estudio.

En la Ría de Arousa destacan varias localidades (Península del Chazo, Ensenada de Palmeira, Santa Uxía de Ribeira, Faro Piedra Seca, Islas Xidoiros, A Illa de Arousa) en los antecedentes bibliográficos. En el resto de las rías, se dio a conocer 1 localidad en la Ría de Ferrol (Punta Redonda), 6 en el entorno de la Ría de Muros-Noia (Los Bruyos, Ensenada de San Francisco, Lombo da Campa, Praia de Area Mayor, Roda, Punta Carreira), 6 en la Ría de Pontevedra (oeste de la Isla Tambo, Punta Moa, Piedra Pelicas, Punta Festiñanzo, Laxe de Cela y este de Islas Cíes) y 7 en la Ría de Vigo (Rodeira, Limens, Samil, Punta del Molino, playa de Barra, oeste de Islas Cíes y Monte Ferro). Según aparece reflejado en la bibliografía, la mayoría de las localidades con maërl se ubican en el entorno medio de ría, situadas a ambos lados de la zona de canal de la misma, salvo una localidad externa a la Ría de Muros-Noia (Los Bruyos). En la bibliografía, la profundidad se precisa, sólo para algunas de las localidades, y varía en función de la ría de estudio: Ría de Ferrol (6-9 m), Ría de Muros-Noia (10-20 m), Ría de Arousa (5-40 m), Ría de Pontevedra (8-12 m) y Ría de Vigo (12-20 m).

Objetivos

Atendiendo a la escasez de datos sobre la distribución de las poblaciones gallegas de maërl, se ha considerado necesario desarrollar un apartado específico con el objeto de mejorar el conocimiento sobre la distribución y extensión de los bancos a lo largo de la costa de Galicia. Los objetivos planteados son: i) localización y cartografiado de los fondos de maërl gallegos, descriptiva ambiental y estima de su extensión, ii) comparación de los fondos de maërl de Galicia con los otras regiones europeas atlánticas y mediterráneas, y iii) el estudio de los morfotipos del maërl observados en Galicia y su relación con el hábitat.

En las publicaciones adjuntas al presente capítulo aparecen algunos de los resultados derivados de estos objetivos.

Metodología

Para acometer el estudio se han realizado varias campañas de muestreos a lo largo de las rías gallegas (Fig. 1), desde noviembre de 2003 hasta junio de 2009. Las cartas náuticas de cada ría fueron previamente georreferenciadas en coordenadas UTM y divididas en cuadrículas de 1 km², en las cuales se ubicaron los datos aportados en estudios previos.

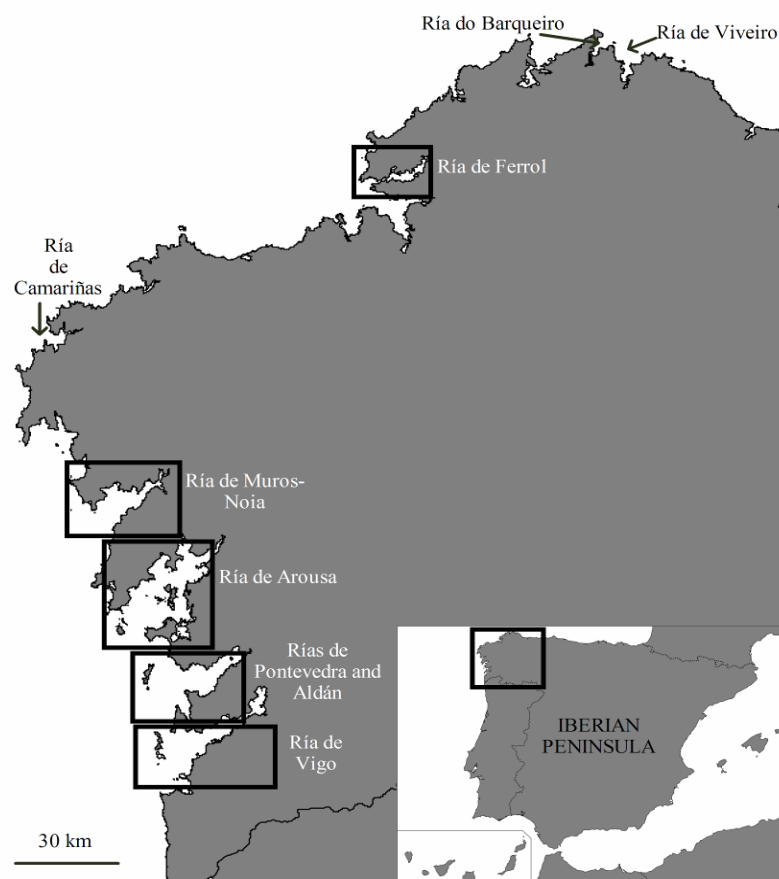


Figura 1. Localización de las rías gallegas muestreadas.



Figura 2. A. Recolección de muestras mediante buceo autónomo. B-C. Recolección de muestras mediante dragado. A: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); B: Islas Cíes (Ría de Vigo, -15m); C: Punta del Molino (Ría de Vigo, -4 m).

Para el trabajo de campo, se seleccionaron en las cartas marinas áreas susceptibles de contener poblaciones de maërl y/o cascajo, basándose en el tipo de sustrato, profundidad y situación en la ría. En el campo cada cuadrícula de 1 km² fue muestreada desde una embarcación, combinando buceo autónomo y dragados (Fig. 2) procurando obtener entre uno y tres datos en cada km². Se utilizó una draga de arrastre de tipo “naturalista”, con marco de 40 x 20 cm y copo de 30 cm longitud, para efectuar lances de 20 a 40 metros. Cuando fue posible, se

realizaron transectos submarinos de hasta 500 m empleando para ello un scooter submarino. En aquellas cuadrículas donde existían antecedentes de maërl o bien se encontró maërl abundante, se intensificó el esfuerzo de muestreo fue mayor con el objeto de perfilar lo mejor posible las áreas ocupadas por los bancos. Se muestrearon un total de 1117 puntos a lo largo de la costa gallega (0-47 m profundidad), de los cuales 853 fueron realizados mediante dragado y 264 mediante buceo autónomo. Estos puntos fueron obtenidos a partir de muestreos realizados en las rías de Viveiro, Barqueiro, Ferrol, Camariñas, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo (incluyendo la Ensenada de Baiona). Dada la existencia de antecedentes en la parte externa de la Ría de Muros-Noia (Los Bruyos), también se ha muestreado el área comprendida entre Punta Remedios y Monte Louro (Tab. 1). Varias rías gallegas, de las cuales no existen antecedentes de maërl, fueron descartadas del estudio por diversas razones: ausencia de datos previos de maërl cuyo medio infralitoral había sido estudiado como es el caso de la Ría de A Coruña (Bárbara 1993, Bárbara & Cremades 1996), áreas con fuerte exposición al oleaje, con dominio de fondos rocosos y escasez de fondos de cascajo (Ría de Corme-Laxe), o bien rías con sustrato arenoso-fangoso y de poca profundidad localizadas en las Rías Altas (Ría de Ribadeo, Ría de Foz, Ría de Ortigueira, Ría de Cedeira, Ría de Ares-Betanzos). Además, en estas rías se habían estudios ficológicos previos no encontraron fondos de maërl. Paralelamente, se hizo una consulta a las cofradías de pescadores y clubes de buceo para corroborar la presencia de maërl en rías ya conocidas o descartar la aparición en aquellas no muestreadas.

Tabla 1. Resumen de datos de muestreo: sector, ría o tramo de costa, área total muestreada (km²) y porcentaje respecto al total de la ría, número de puntos muestreados e intervalo de profundidad.

Sector	Ría	Área muestreada (km ²) y porcentaje de la ría (%)	Nº puntos	Profundidad (m)
Rías Altas	Viveiro	3.21 km ² (12 %)	26	3-18
Rías Altas	Barqueiro	3.46 km ² (35%)	23	3-25
Rías Altas	Ferrol	2.24 km ² (11%)	44	3-21
Costa da Morte	Camariñas	5.33 km ² (36%)	28	4-31
Costa da Morte (norte)	Tramo Punta Remedios-Los Bruyos-Monte Louro	11.36 km ²	19	3-23
Ría Muros-Noia)	Muros-Noia	34.24 km ² (29%)	81	1-32
Rías Baixas	Arousa	155.29 km ² (62%)	417	0-47
Rías Baixas	Pontevedra y Aldán	47.52 km ² (34%)	264	1-44
Rías Baixas	Vigo	38.58 km ² (22%)	216	1-44
Total		301.28 km²	1117	0-47

En cada punto de muestreo se tomaron datos de localización (nombre de la localidad, profundidad, coordenada UTM en el sistema de datum WGS-84, fecha y hora de muestreo), tipo

de muestra (sustrato, porcentaje de cobertura de maërl y proporción de maërl vivo/muerto). Mediante buceo autónomo se recolectaron muestras de maërl en cuadrados de muestreo de 3125 cm³ (25 x 25 x 5 cm de penetración en el fondo marino) en los que además se registraron datos de espesor de la capa viva de maërl, presencia/ausencia de ripples, y se tomó una muestra de sedimento y otra de agua de mar con el objeto de caracterizar de forma general la granulometría y salinidad, respectivamente. Por otra parte, se tomaron fotografías de las muestras recolectadas de los bancos de maërl muestreados. En el presente estudio se consideró como banco de maërl todo sustrato que presentaba al menos 1% de cobertura de maërl en superficie. Para su representación gráfica, la cobertura fue dividida en cuatro clases o intervalos: 1-25%, 26-50%, 51-75% y 76-100%. Para determinar el grado de vitalidad del maërl en cada punto, se calculó la ratio de maërl vivo/muerto para cinco clases o intervalos: 0% maërl vivo, 1-25% maërl vivo, 26-50% maërl vivo, 51-75% maërl vivo y 76-100% maërl vivo. El maërl vivo se diferenciaba del muerto mediante el patrón de coloración que presentaba (el color rosa indica especímenes vivos mientras que aquellos decolorados se incluyeron en la categoría de maërl degradado y muerto). Del total de 1117 puntos muestreados mediante la combinación de draga de arrastre y buceo autónomo a lo largo de la costa gallega (0-47 m de profundidad), presentaron maërl 378 puntos. A partir del total de puntos muestreados, se ha construido una base de datos que contiene información de 1602 muestras recolectadas, debido a que algunos puntos de muestreo se muestrearon repetidas veces y en diversas épocas del año. En total, se dispone de 848 muestras recolectadas en fondos de maërl, 283 de fondos de cascajo y 471 de fondos de roca, arena y fango.

A pesar del esfuerzo de muestreo realizado, hay que tener en cuenta que la mayoría de los datos obtenidos son puntuales. Esto ha obligado a establecer varios criterios para estimar la superficie ocupada y los límites de cada banco de maërl. De esta forma, los datos de presencia de maërl fueron agrupados en un solo banco cuando la distancia entre ellos era inferior a 200 m, siempre y cuando no existieran interrupciones entre los mismos por afloramientos rocosos, bancos de arena, construcciones, etc. Por otra parte, el carácter del sustrato marino señalado en las cartas náuticas también ha sido tenido en cuenta, ya que la experiencia adquirida a lo largo de las campañas de muestreo indica que en fondos de roca o bien de fango son muy escasos los registros de maërl. La información obtenida en el campo fue volcada en una base de datos a partir de la cual se generaron mapas de distribución de los bancos de maërl, estimas de cobertura de maërl y ratio de maërl vivo/muerto. La profundidad obtenida en el campo para cada punto de muestreo fue corregida en función de la hora de toma de muestra y la amplitud de marea indicada en el anuario de mareas para ese día y localidad.

Los mapas de distribución resultante, así como los cálculos realizados en cuanto al número de bancos de maërl y el área ocupada, han sufrido una evolución a lo largo de la presente tesis doctoral conforme se aplicaron nuevas herramientas de procesado de datos. Esta evolución queda reflejada en los resultados de varias publicaciones adjuntas relacionadas con este capítulo, desde Peña & Bárbara (2006a, 2008a) hasta Peña & Bárbara (2008b, 2009). En las publicaciones más recientes, aparece la representación más ajustada a los datos de campo de partida, así como estimas mucho más precisas del área ocupada por los fondos de maërl. Estos resultados fueron obtenidos gracias al empleo de un programa informático específico para el procesado de datos geográficos (ArcView), gracias al cual se ha podido extraer diferentes niveles de información muy útiles en el contexto de este estudio.

Con el objeto de determinar la forma de crecimiento, tamaño y morfotipos del maërl de Galicia, se ha analizado un total de 152 muestras de maërl procedentes de diferentes rías y gradiente de profundidad (1-36 m). Para asignar la forma de crecimiento del maërl se ha seguido la clasificación de Woelkerling *et al.* (1993) basada en la presencia y tipo de ramificación y morfología general de las algas coralináceas no geniculadas. El tamaño del maërl fue obtenido a través de la medición del eje más largo de cada espécimen (denominado como "longest dimension" ó "Ld", Foster *et al.* 1997) mediante un calibre digital (Mitutoyo Ltd.). Para calcular el grado de esfericidad del maërl se seleccionaron aquellas muestras que contenían más de 20 especímenes vivos seleccionados al azar (130 muestras, intervalo de profundidad 1-28 m). Este coeficiente de esfericidad se basa en el método descrito por Sneed & Folk (1958) y aplicado en el maërl por Bosence (1976) que relaciona los tres ejes espaciales de un espécimen (eje más largo -longest dimension, Ld-, eje intermedio -intermediate dimension, Id- y eje más corto -shortest dimension, Sd-). Estas dimensiones se calcularon mediante el método propuesto en Foster *et al.* (1997) en la que cada eje guarda un ángulo de 90° respecto al anterior medido, empezando siempre por el de mayor longitud. A partir de los resultados obtenidos en 3 ecuaciones (S/L , $(L-I)/(L-S)$ y la máxima proyección de esfericidad -raíz cúbica de S^2/LI -), cada espécimen es clasificado en tres morfotipos diferentes (esferoidal, discoidal y elipsoidal) y se representan en diagramas ternarios (Sneed & Folk 1958, Bosence 1976, Foster *et al.* 1997, Basso *et al.* 2009) como el que se ilustra en la Figura 3. La densidad de ramificación del maërl no fue calculada puesto que, a pesar de haberse relacionado con factores hidrodinámicos y la profundidad (Bosence 1976, Steller & Foster 1995, Basso 1996, Foster *et al.* 1997), no se ha obtenido correlación alguna en un estudio previo realizado en la Ría de Arousa (Peña & Bárbara 2008b) ni tampoco en otros estudios (Goldberg 2006).

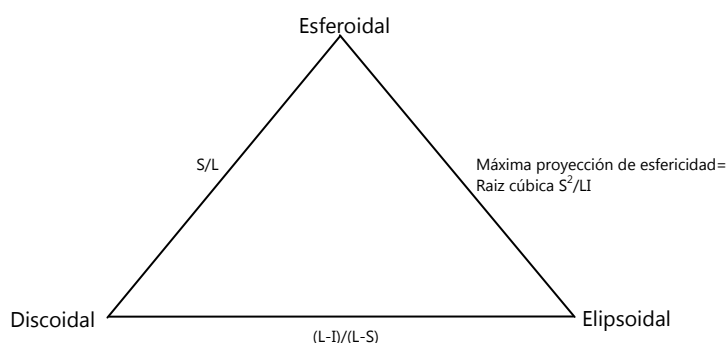


Figura 3. Diagrama ternario con los morfotipos de maërl obtenidos (esferoidal, discoidal y elipsoidal) a través del cálculo del grado de esfericidad.

Resultados y discusión

A.-Distribución de los fondos de maërl.

A continuación se ilustran los mapas de distribución de maërl en Galicia, repartidos por rías de norte a sur. Excepto para la Ría de Ferrol, el resto de rías se ha dividido por zonas con el objeto de mostrarlas en mayor detalle. Las leyendas que aparecen a continuación son comunes a todos los mapas y en ellas se detalla la cobertura de maërl (dividido en cuatro clases), la ratio de maërl vivo/muerto (dividida en cinco clases), la localización de las áreas protegidas (Parque Nacional Islas Atlánticas y Red Natura 2000) y las áreas destinadas para acuicultura.

Cobertura de maërl (%)	
	76-100%
	51-75%
	26-50%
	1-25%
	Área potencial destinada a acuicultura
	Territorio marítimo y litoral protegido (Parque Nacional Islas Atlánticas, LICs "Costa Ártabra" (Ría de Ferrol), "Lagoa e Monte Louro" y "Esteiro do Tambre" (Ría de Muros-Noia), "Complexo Ons-O Grove" (rías de Arousa y Pontevedra) y "Costa da Vela", "Illas Estelas" y "Ensenada de San Simón" (Ría de Vigo).
Ratio de maërl vivo/muerto (%)	
	76-100%
	51-75%
	26-50%
	1-25%
	0 %
	Área potencial destinada a acuicultura
	Territorio marítimo y litoral protegido (Parque Nacional Islas Atlánticas, LICs "Costa Ártabra" (Ría de Ferrol), "Lagoa e Monte Louro" y "Esteiro do Tambre" (Ría de Muros-Noia), "Complexo Ons-O Grove" (rías de Arousa y Pontevedra) y "Costa da Vela", "Illas Estelas" y "Ensenada de San Simón" (Ría de Vigo).

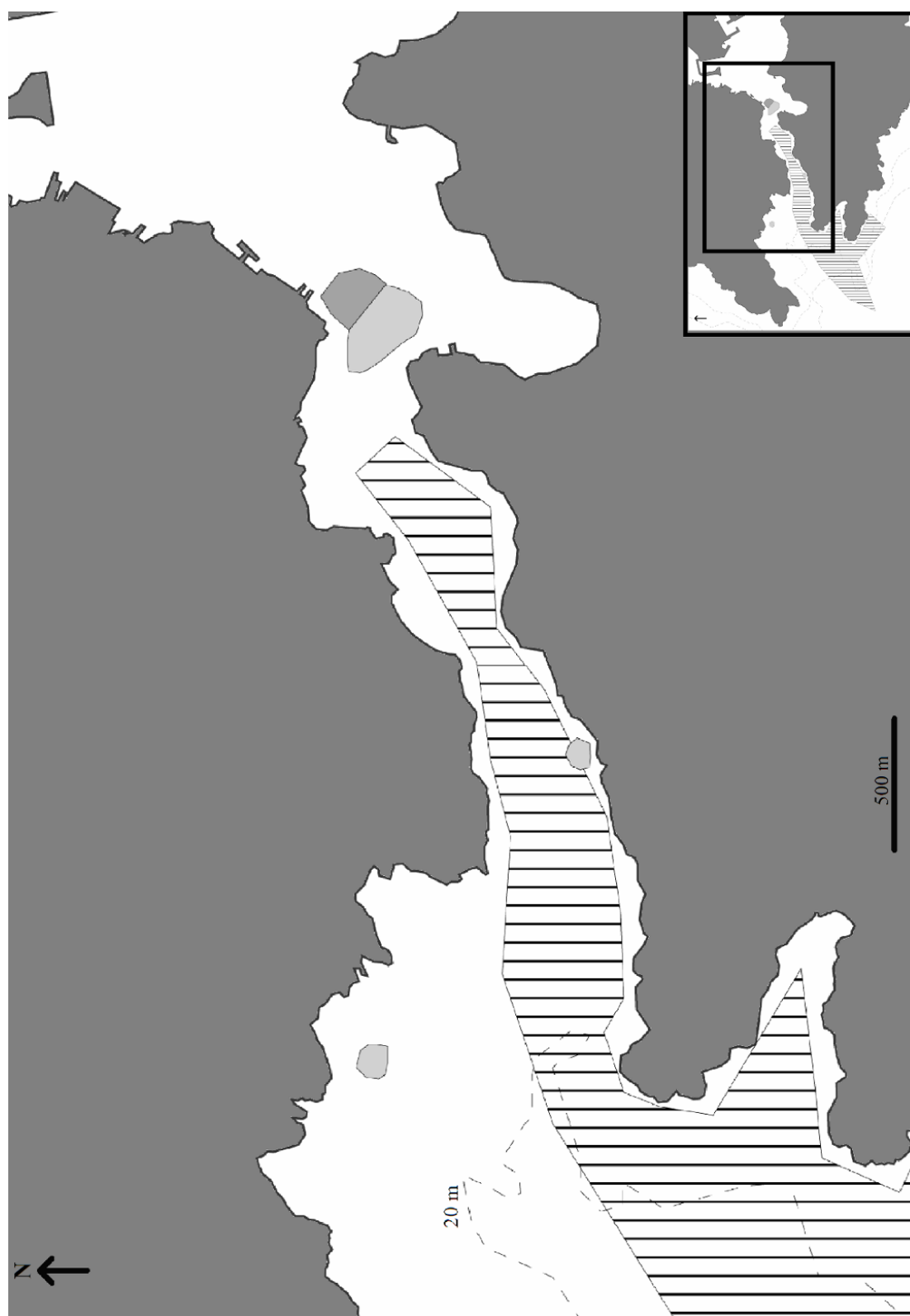


Figura 4A. Distribución de los fondos de maërl en la Ría de Ferrol. Cobertura de maërl.

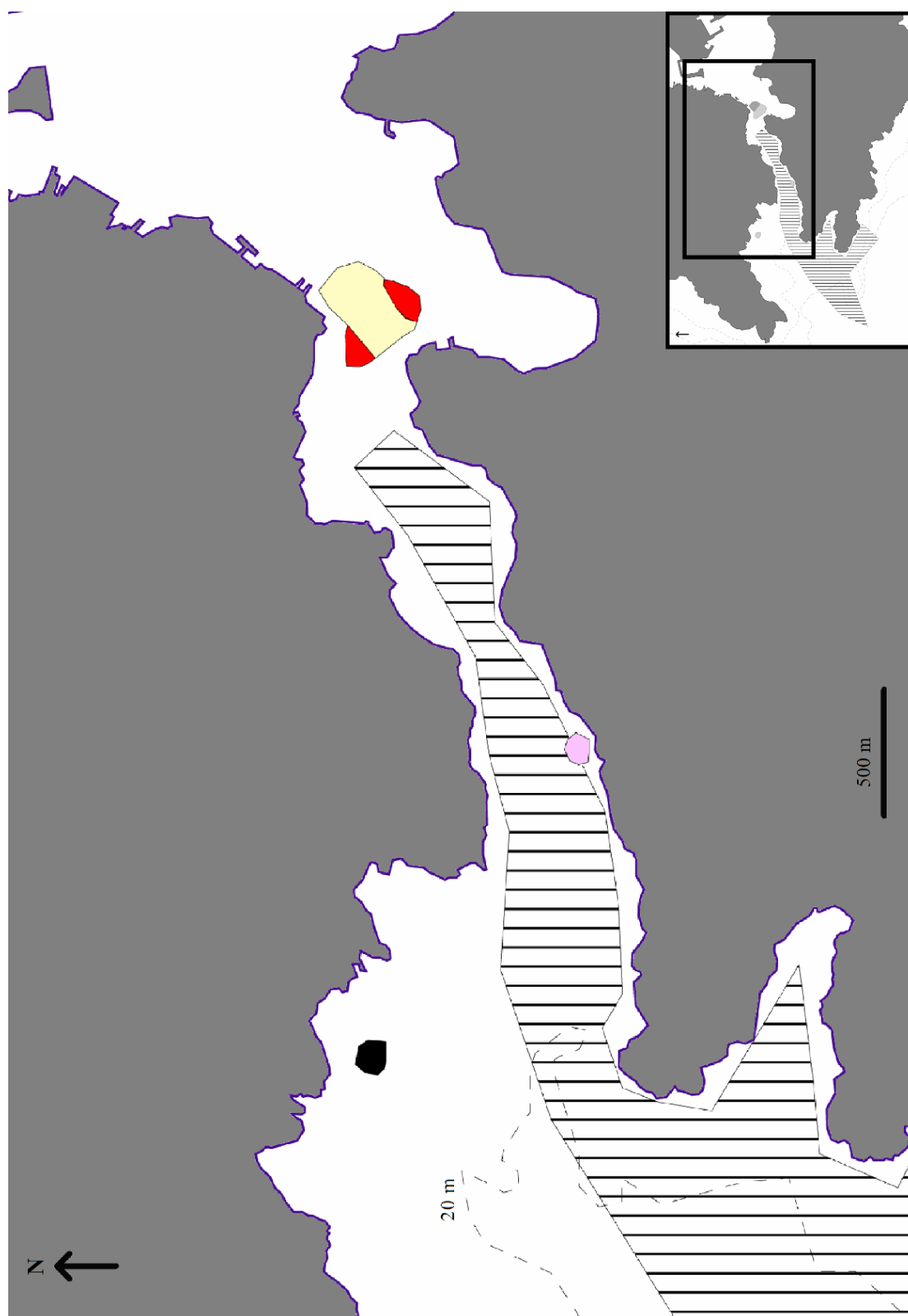


Figura 4B. Distribución de los fondos de maërl en la Ría de Ferrol. Ratio de maërl vivo/muerto.

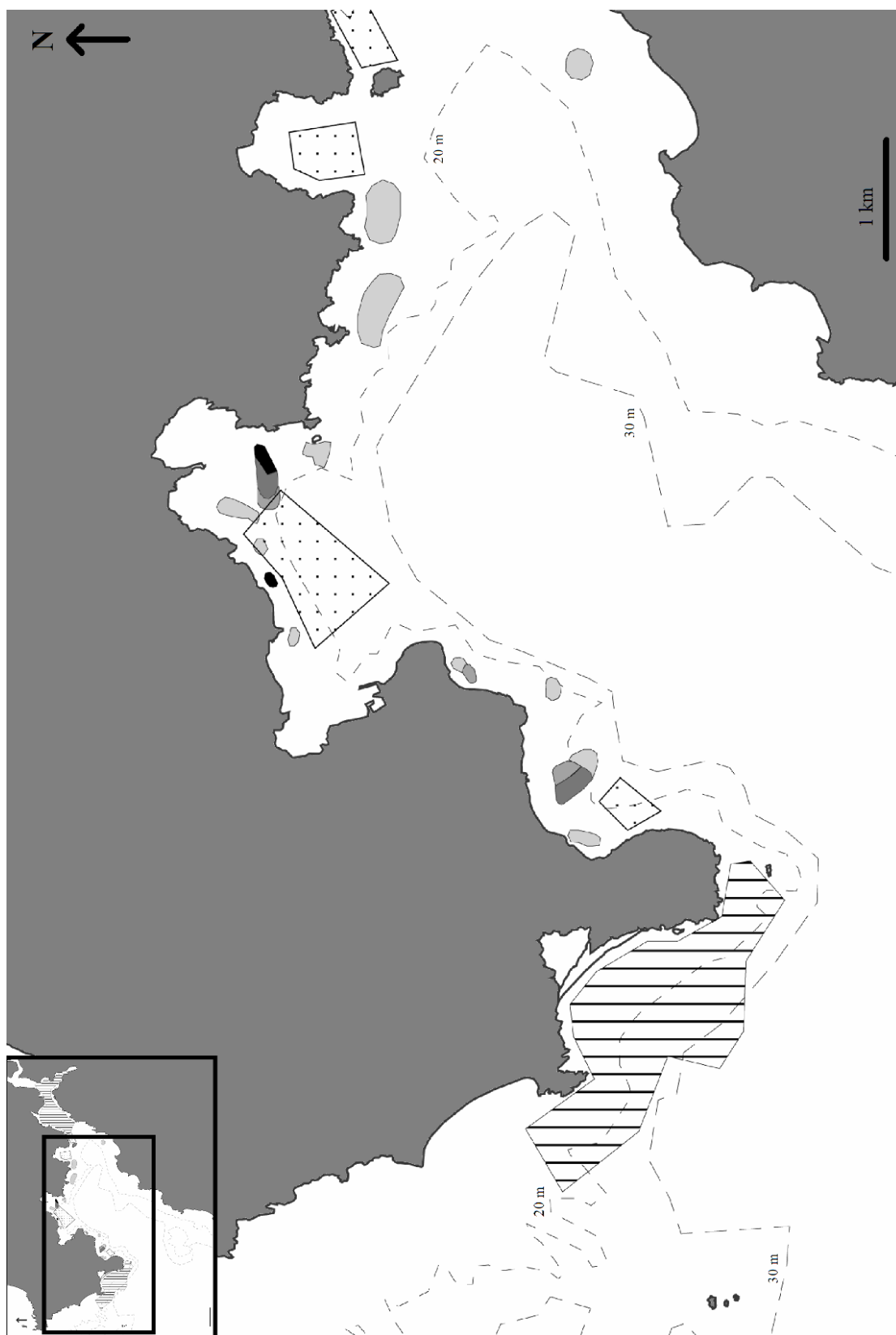


Figura 5A. Distribución de los fondos de maërl en la parte norte de la Ría de Muros-Noia. Cobertura de maërl.

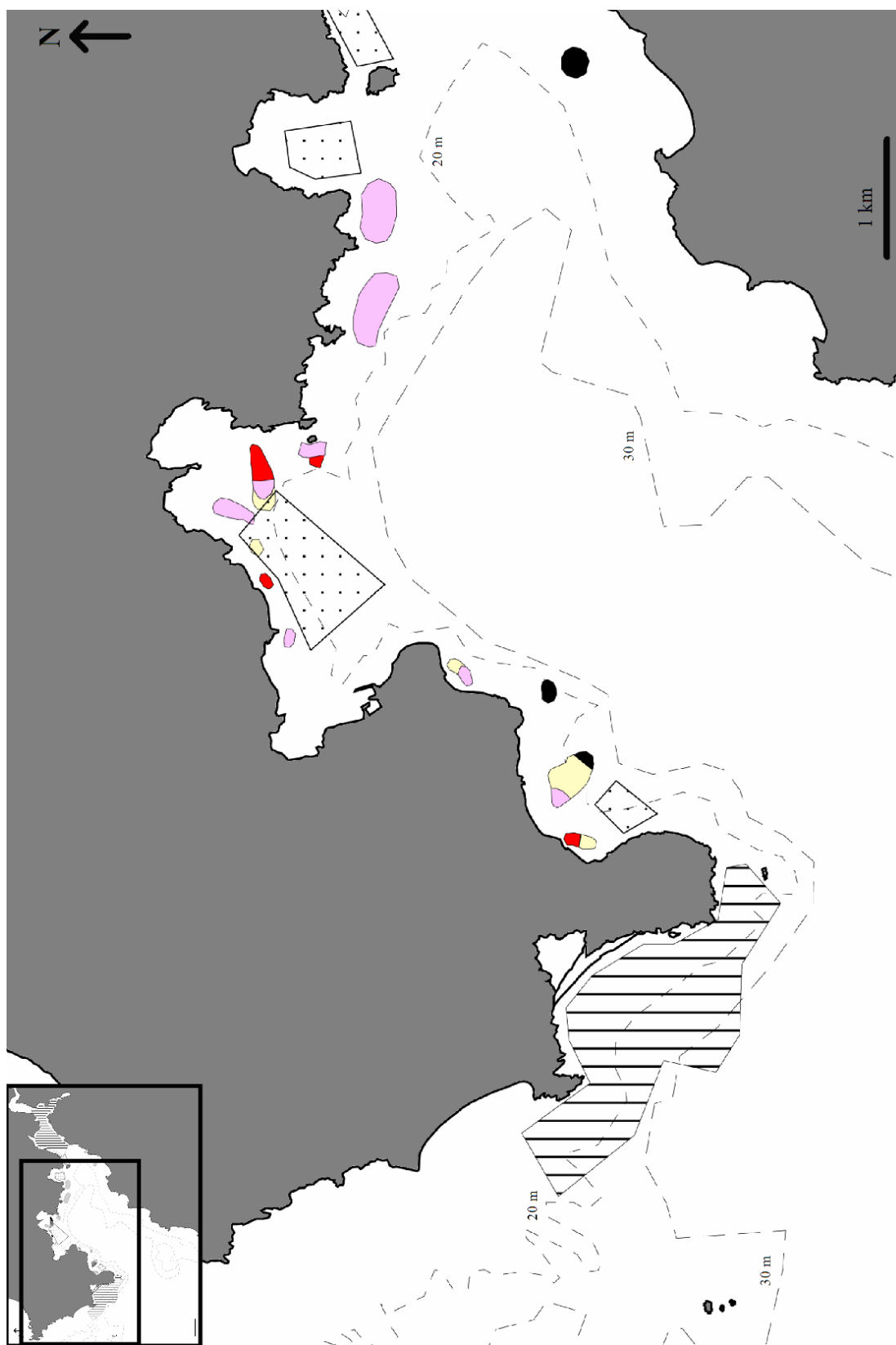


Figura 5B. Distribución de los fondos de maërl en la parte norte de la Ría de Muros-Noia. Ratio de maërl vivo/muerto.

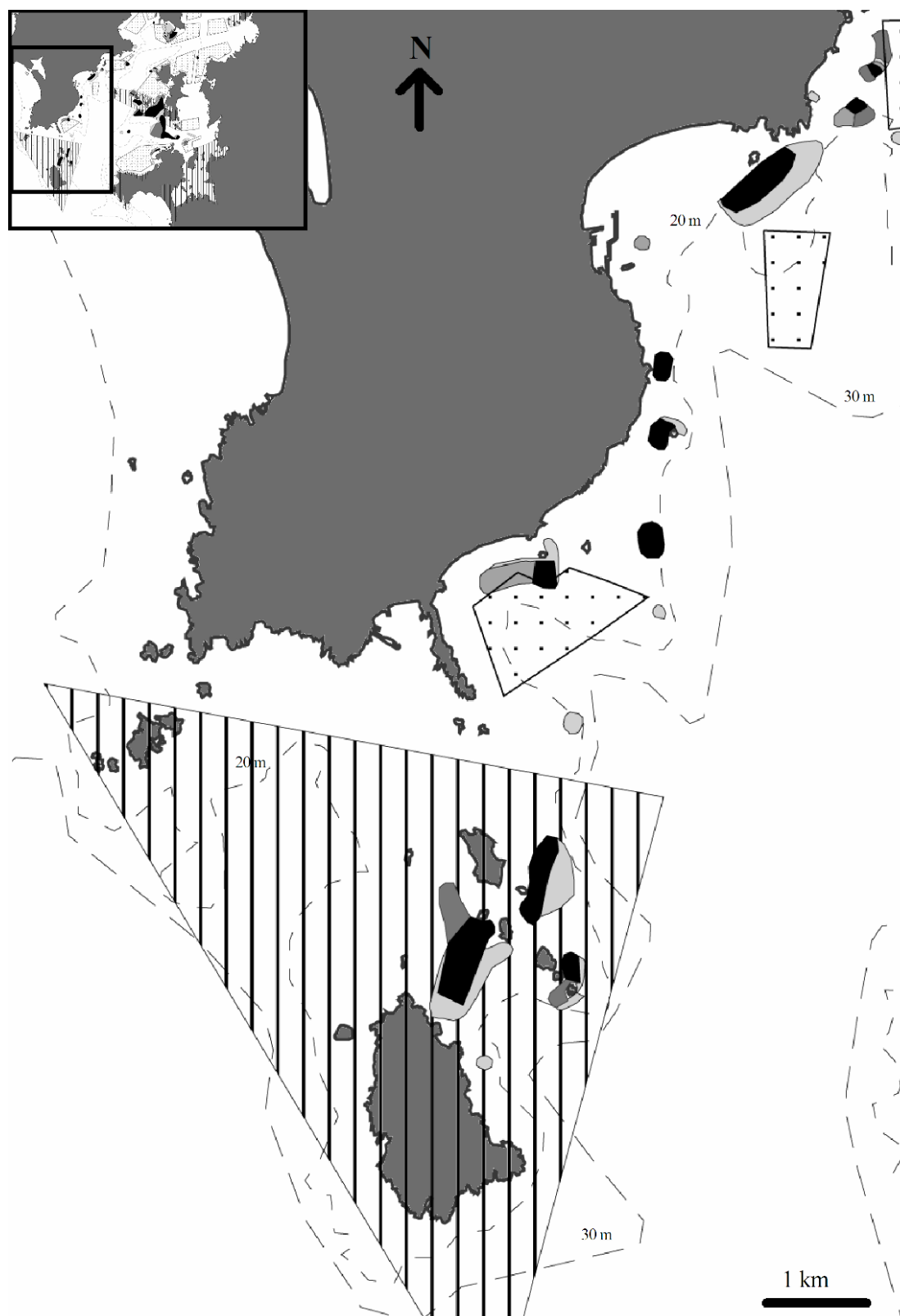


Figura 6A. Distribución de los fondos de maërl en el archipiélago de Sálvora y parte oeste de la Ría de Arousa. Cobertura de maërl.

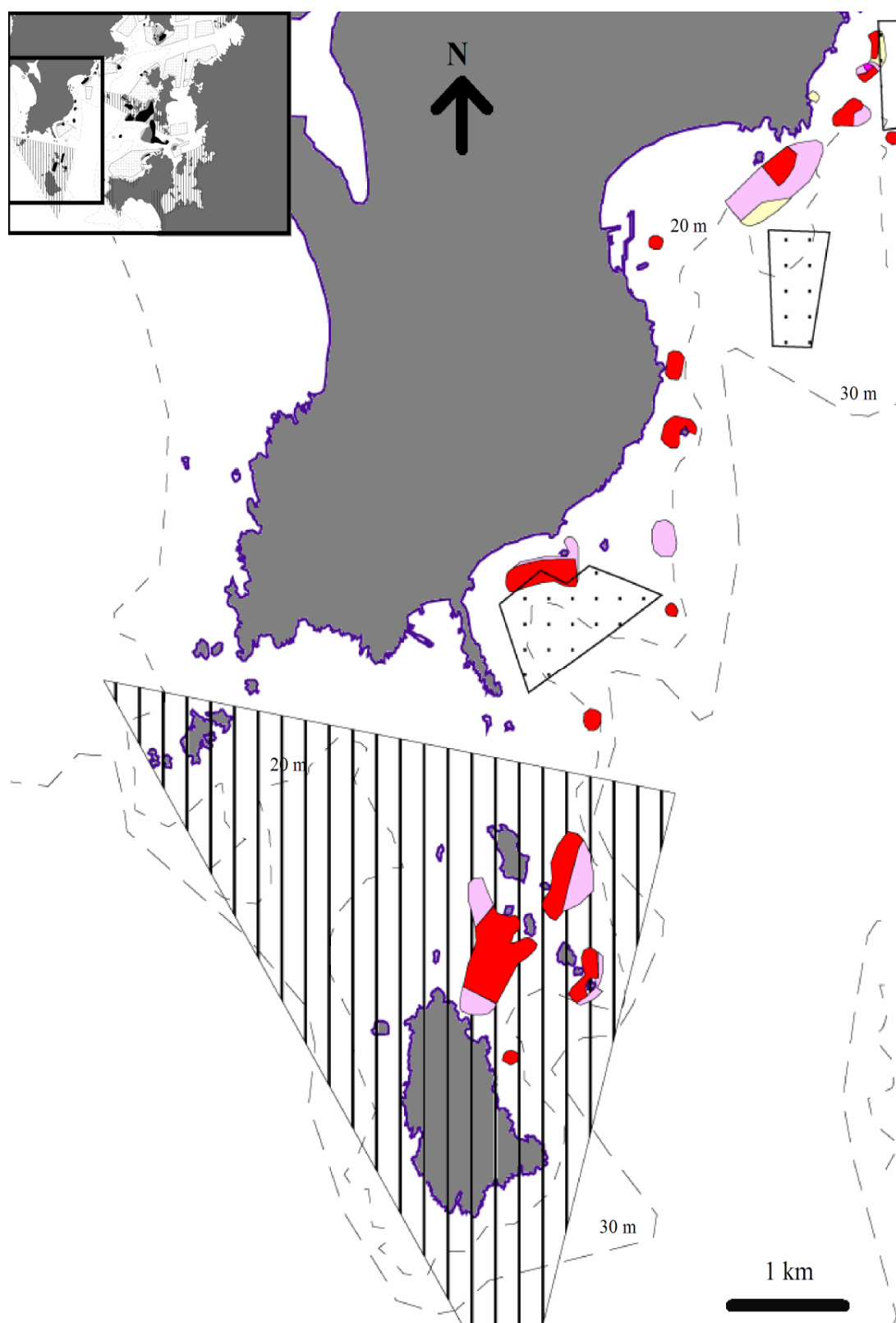


Figura 6B. Distribución de los fondos de maërl en el archipiélago de Sálvora y parte oeste de la Ría de Arousa. Ratio de maërl vivo/muerto.

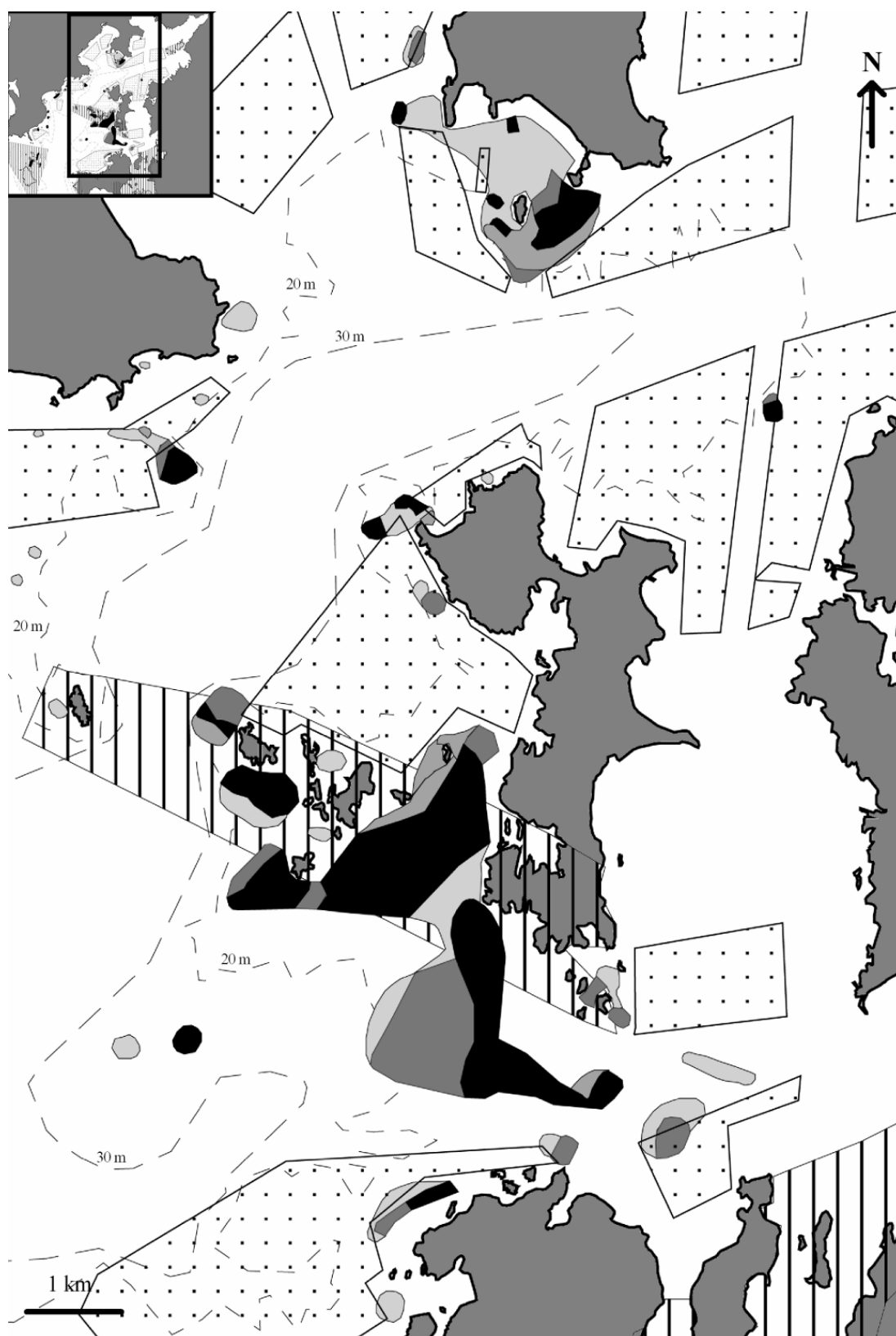


Figura 7A. Distribución de los fondos de maërl en la parte norte y este de la Ría de Arousa.
Cobertura de maërl.



Figura 7B. Distribución de los fondos de maërl en la parte norte y este de la Ría de Arousa. Ratio de maërl vivo/muerto.

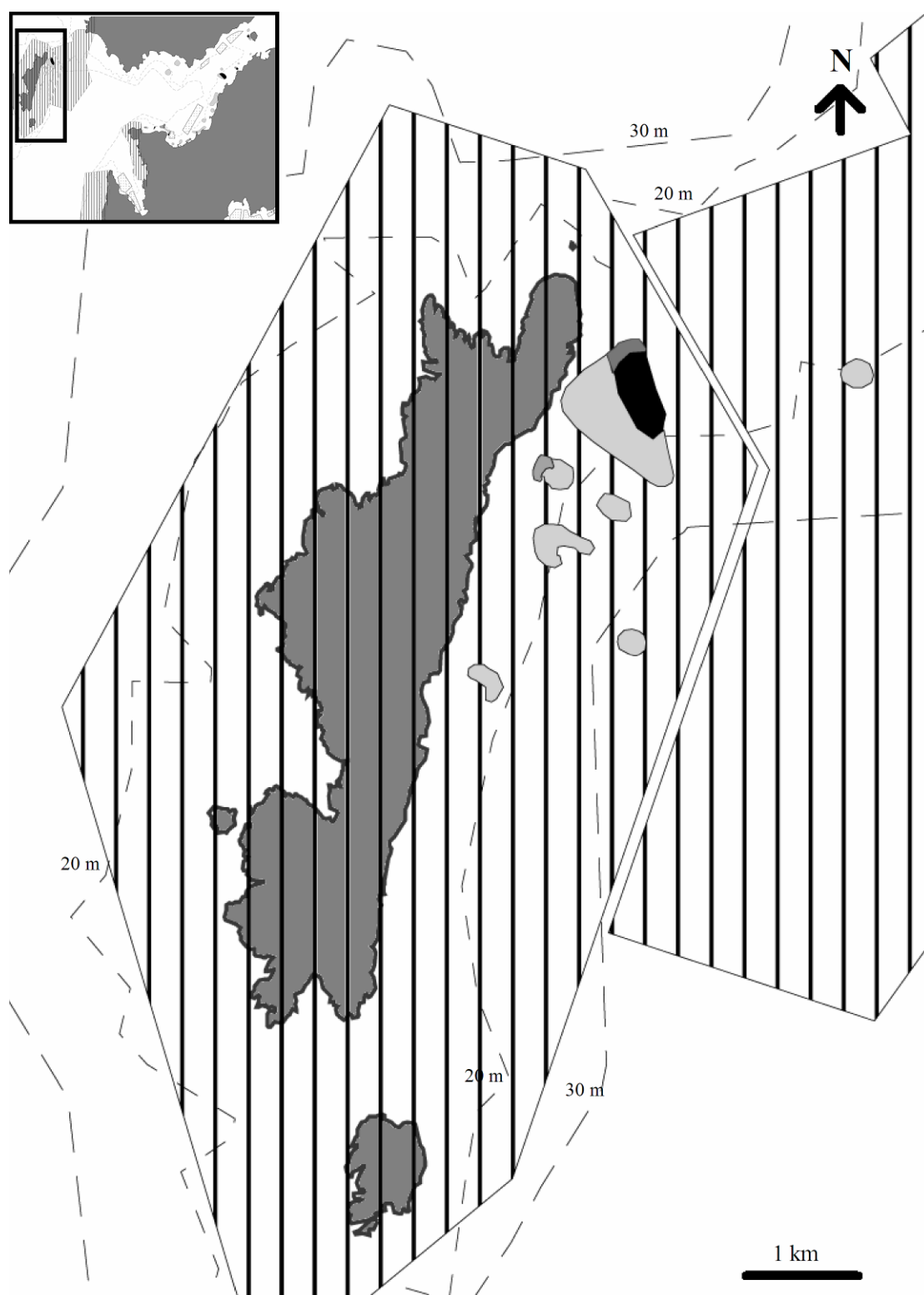


Figura 8A. Distribución de los fondos de maërl en el archipiélago de Ons (Ría de Pontevedra).
Cobertura de maërl.

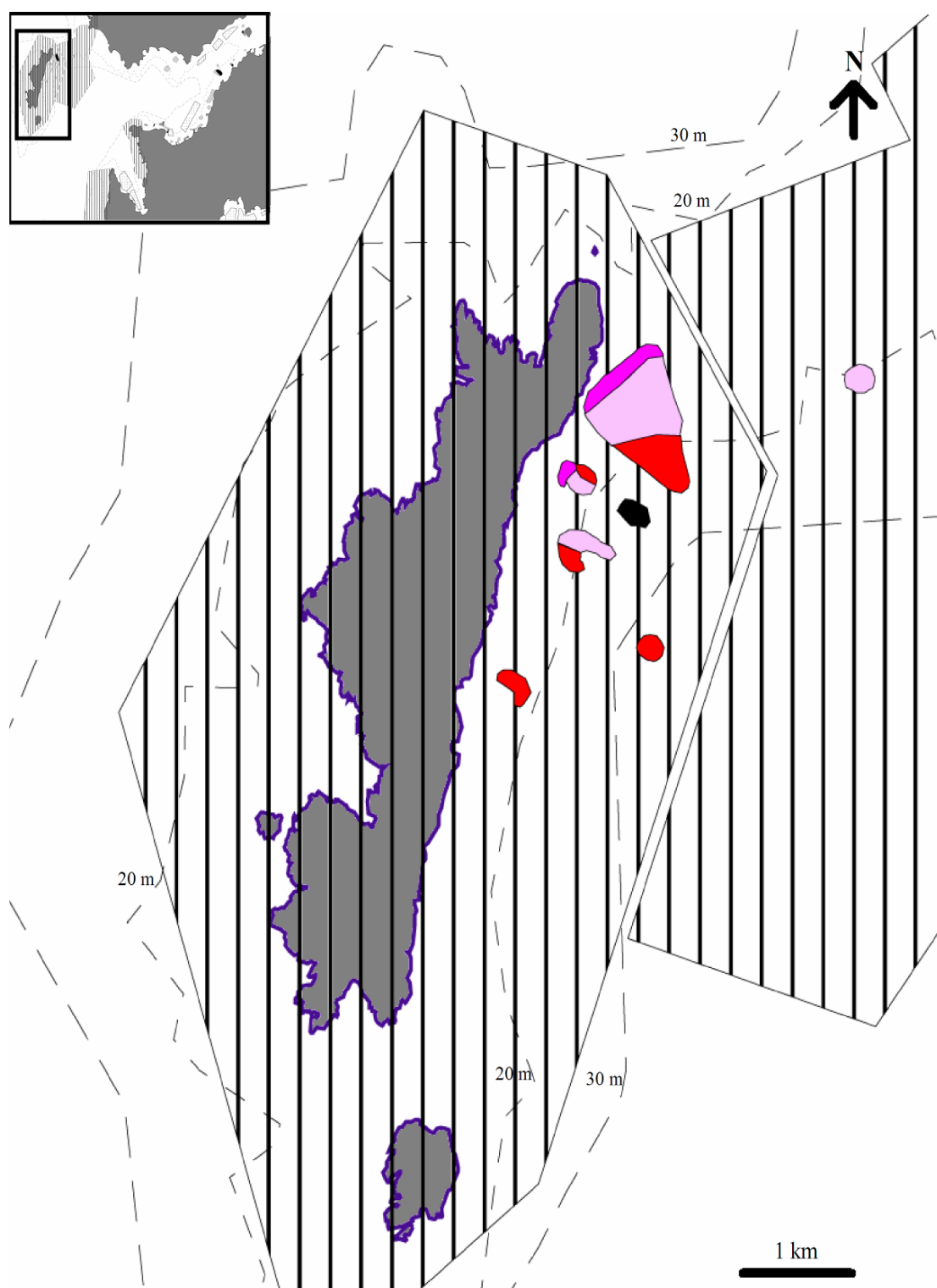


Figura 8B.- Distribución de los fondos de maërl en el archipiélago de Ons (Ría de Pontevedra). Ratio de maërl vivo/muerto.



Figura 9A. Distribución de los fondos de maërl en la Ría de Aldán y parte sur de la Ría de Pontevedra. Cobertura de maërl.

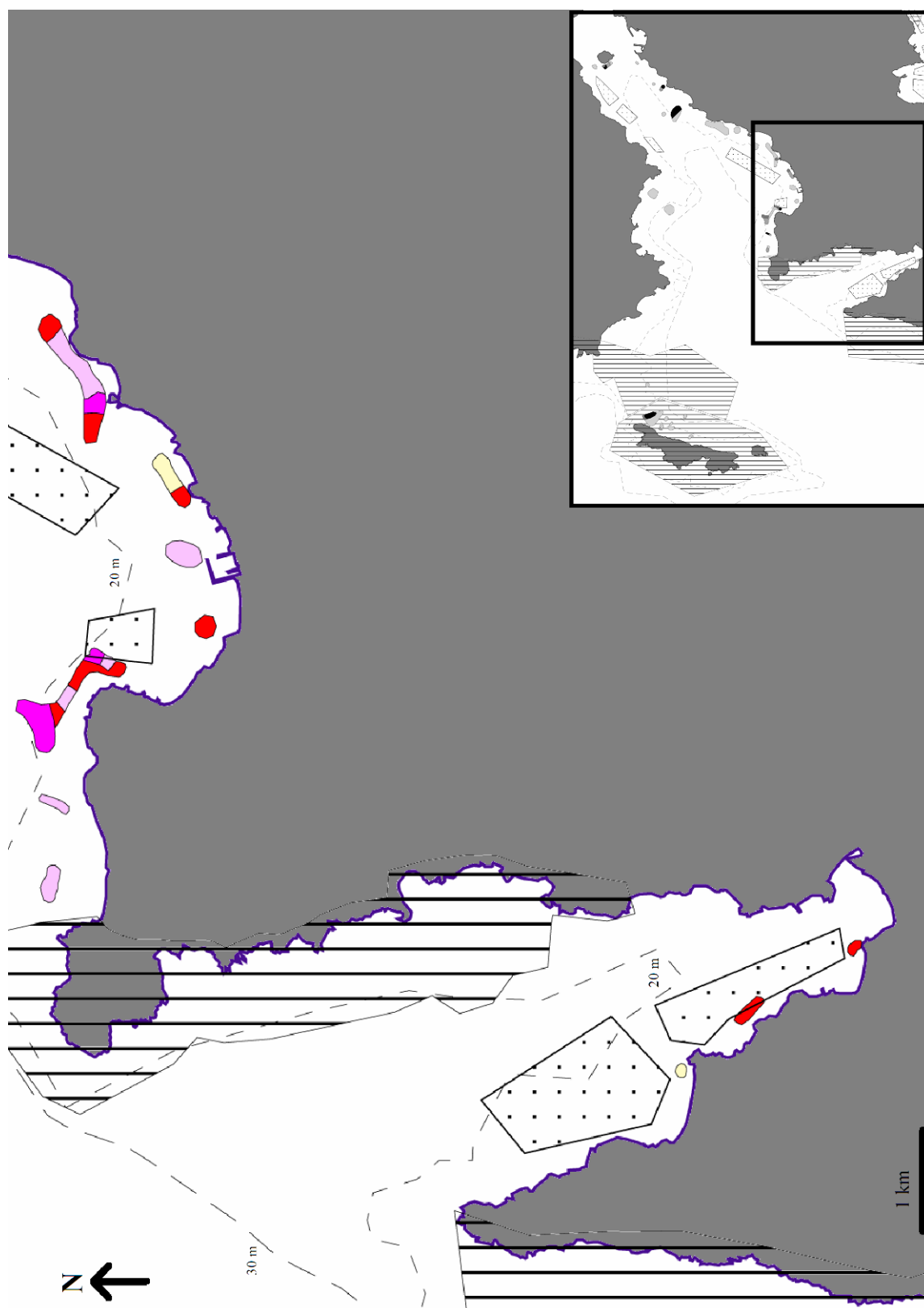


Figura 9B. Distribución de los fondos de maërl en la Ría de Aldán y parte sur de la Ría de Pontevedra. Ratio de maërl vivo/muerto.

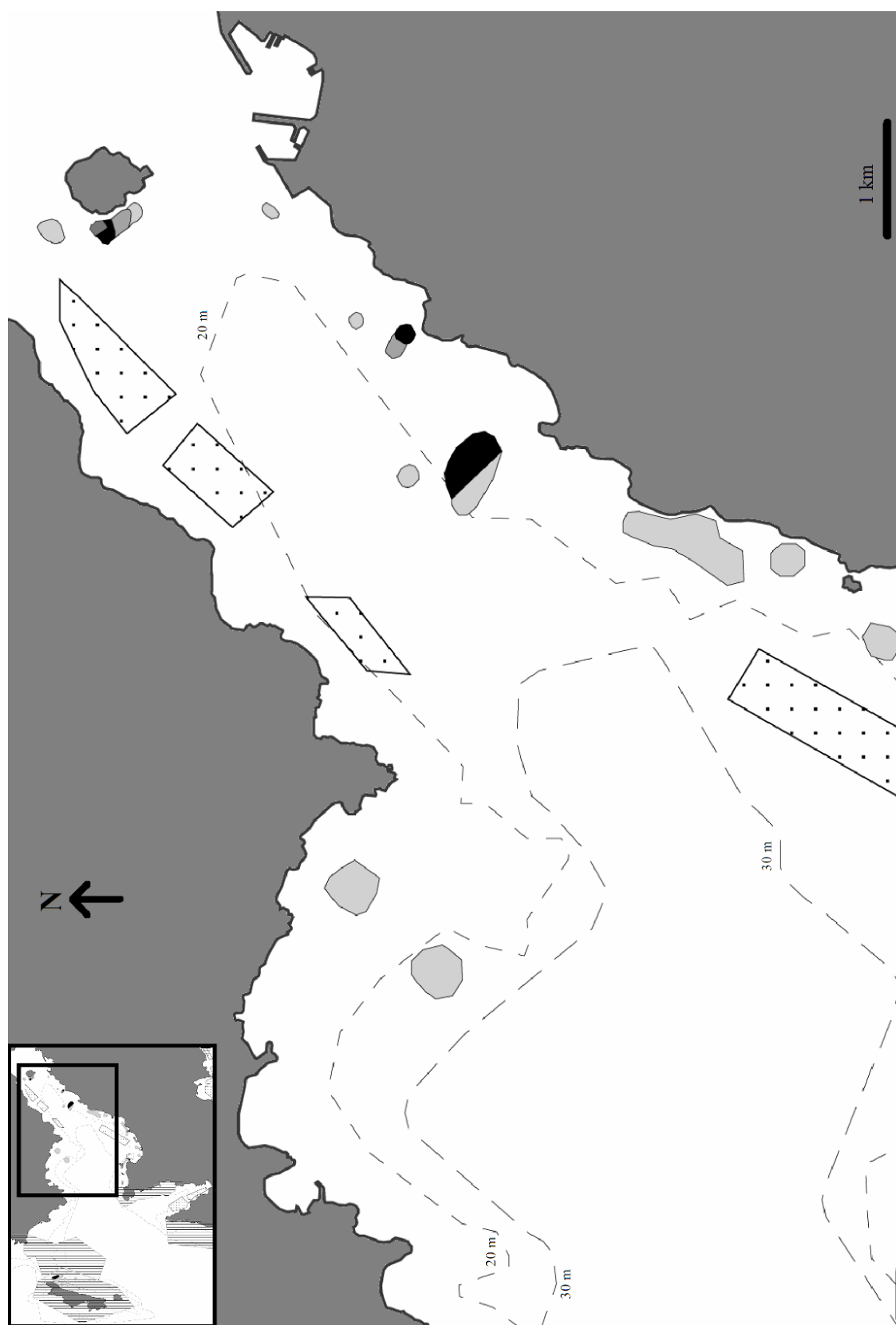


Figura 10A. Distribución de los fondos de maërl en la parte media de la Ría de Pontevedra.
Cobertura de maërl.

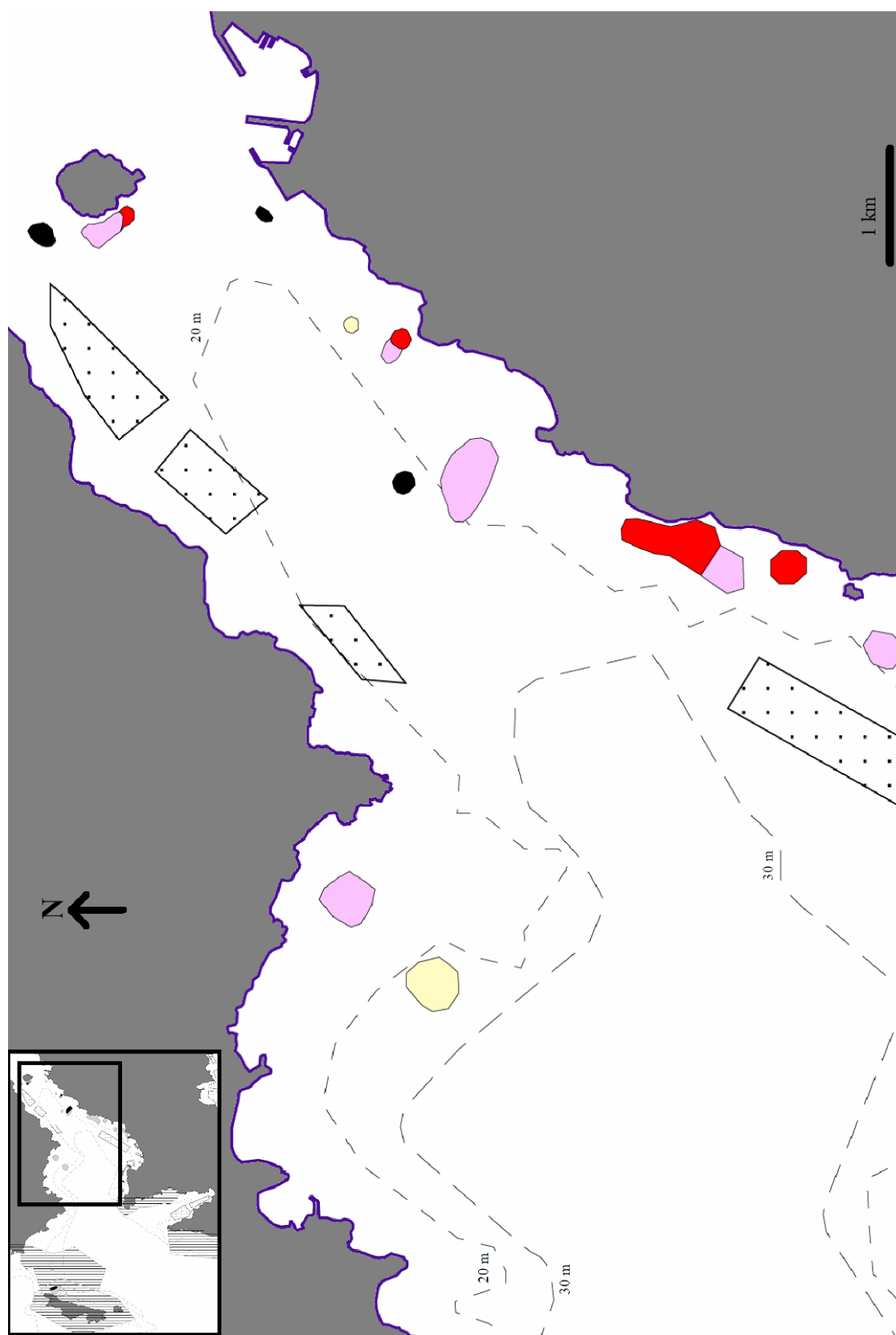


Figura 10B. Distribución de los fondos de maërl en la parte media de la Ría de Pontevedra. Ratio de maërl vivo/muerto.

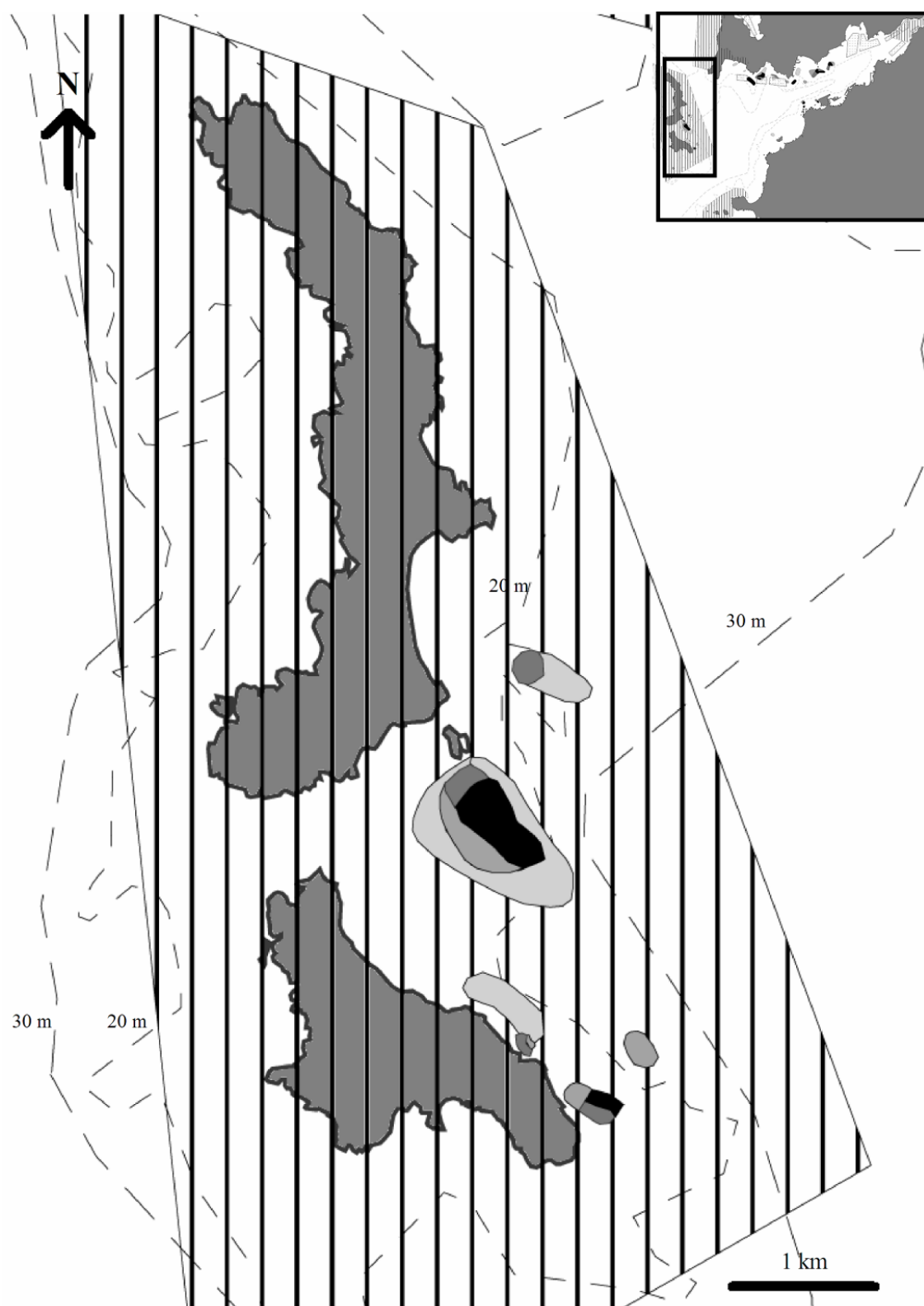


Figura 11A. Distribución de los fondos de maërl en el archipiélago de Cíes (Ría de Vigo). Cobertura de maërl.

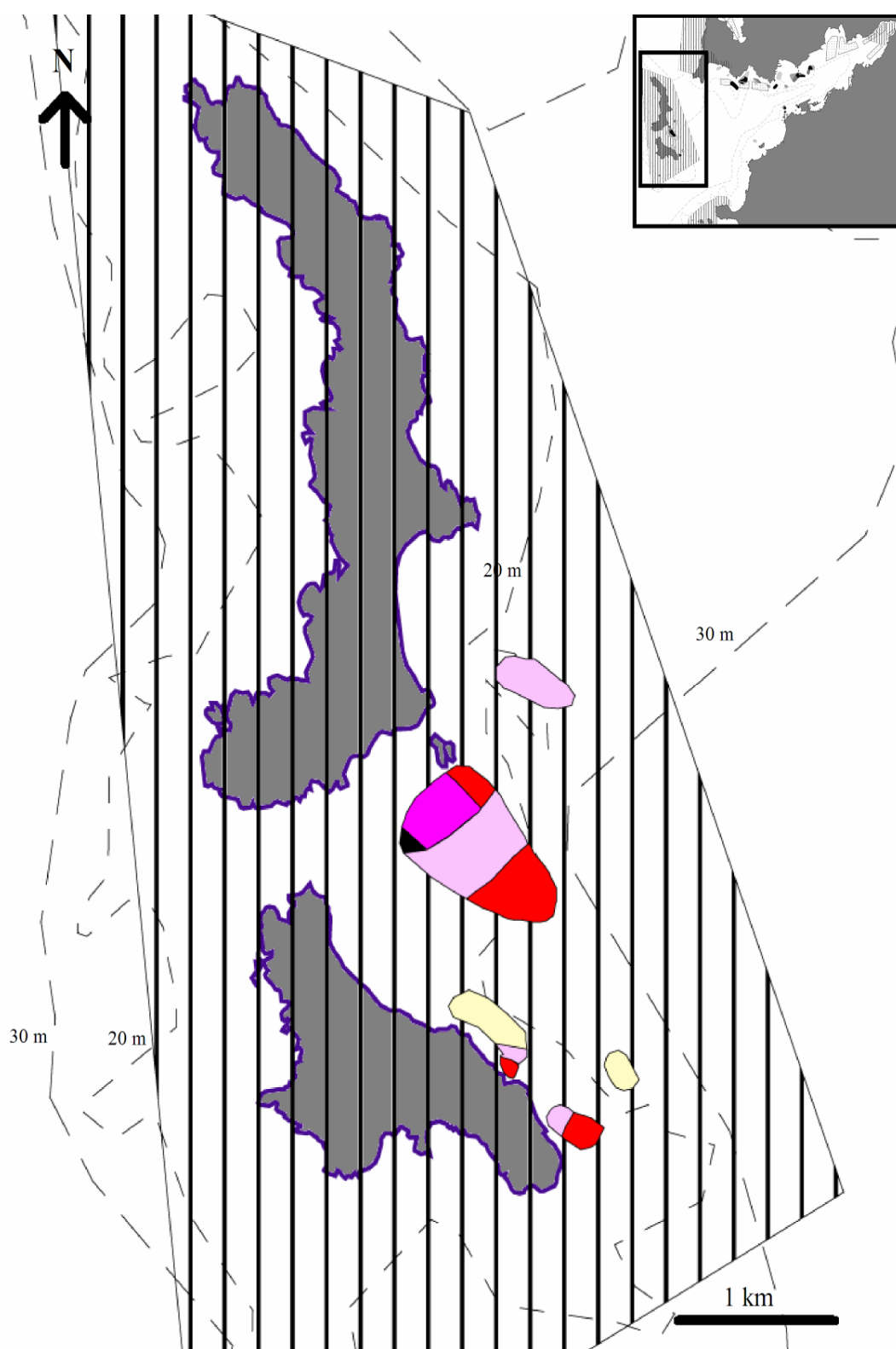


Figura 11B. Distribución de los fondos de maërl en el archipiélago de Cíes (Ría de Vigo). Ratio de maërl vivo/muerto.

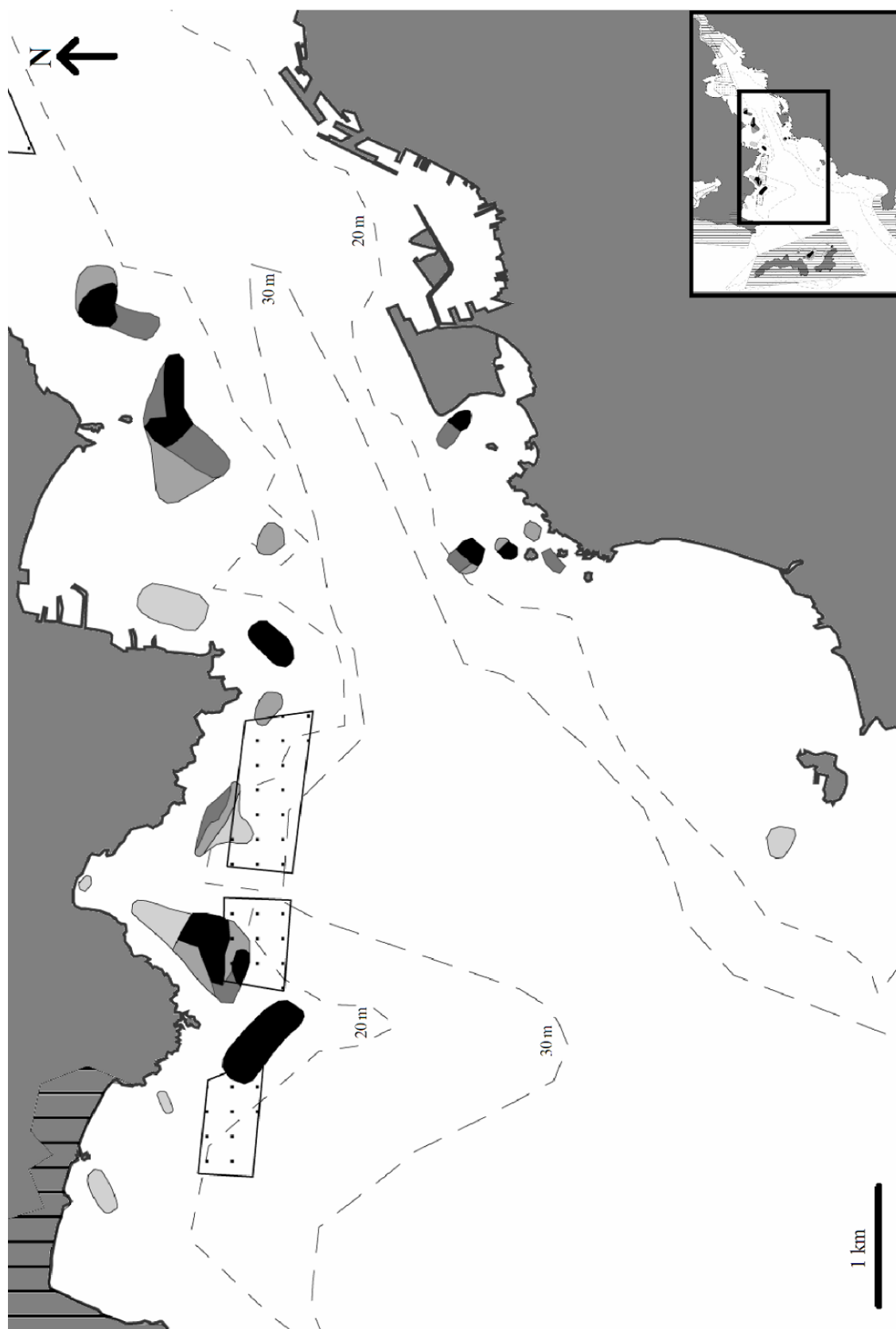


Figura 12A. Distribución de los fondos de maërl en la parte media y externa de la Ría de Vigo.
Cobertura de maërl.

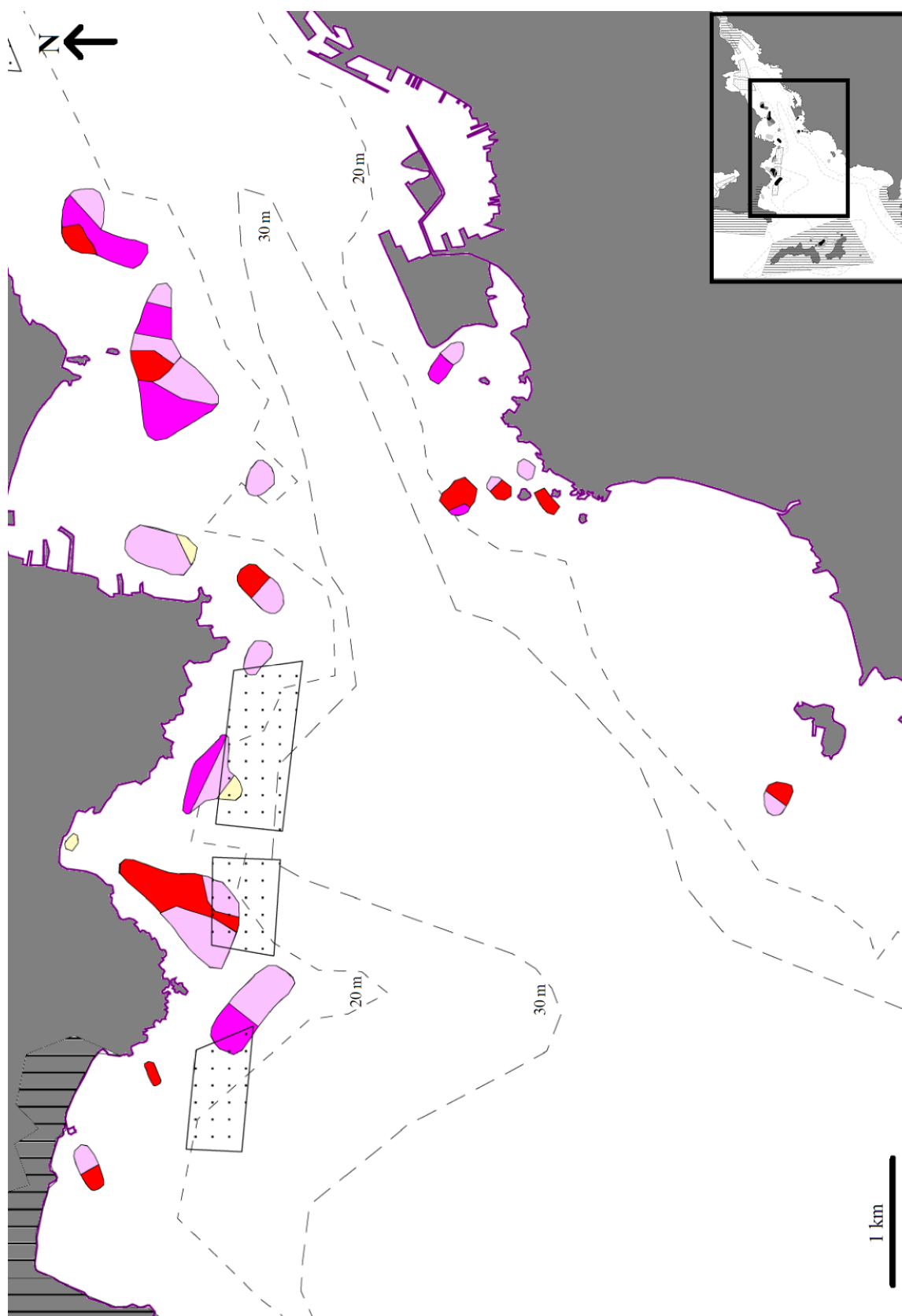


Figura 12B. Distribución de los fondos de maërl en la parte media y externa de la Ría de Vigo. Ratio de maërl vivo/muerto.

B.-Descriptiva y extensión de los fondos de maërl.

Se han localizado fondos de maërl en las Rías Baixas (rías de Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo), además de la Ría de Ferrol situada en las Rías Altas (Figs. 4-12, Peña & Bárbara 2009). El maërl ocupa áreas del entorno de las rías bajo el abrigo del excesivo oleaje, situándose los más expuestos en la cara interna de los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes. A este respecto, hay que destacar que no se ha detectado maërl en la localidad externa de la Ría de Muros-Noia a pesar de que se tenían datos previos (Los Bruyos, Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002). Por otra parte, la presencia de maërl en la Ría de Aldán se convierte en el primer registro para esta ría de menor entidad incluida en el entorno de la Ría de Pontevedra.

Los bancos de maërl aparecieron frecuentemente asociados a zonas de corriente, pero también a ensenadas y canales situados entre islotes y pequeños archipiélagos como sucede entre las islas Xidoiros en la Ría de Arousa). No se ha detectado maërl en la zona del canal central de las rías, salvo en la Ría de Ferrol (Fig. 4). Asimismo están ausentes en la parte interna y protegida de las rías, lo cual indica que las poblaciones gallegas requieren un umbral mínimo de velocidad de corriente para su óptimo desarrollo y soportar baja sedimentación. Basándose en datos hidrológicos disponibles para algunas rías estudiadas (Otto 1975, De Castro *et al.* 2000, Pinho *et al.* 2001, Ruiz-Villareal *et al.* 2002, De Castro *et al.* 2004, MeteoGalicia 2007), los rangos de intensidad de corriente mareaal obtenidos para áreas con presencia de maërl se estiman en $0.17\text{-}0.5\text{ m s}^{-1}$ en la Ría de Ferrol, $0.04\text{-}0.06\text{ m s}^{-1}$ en la Ría de Muros-Noia, $0.04\text{-}0.30\text{ m s}^{-1}$ en la Ría de Arousa, $0.04\text{-}0.12\text{ m s}^{-1}$ en la Ría de Pontevedra y Aldán y $0.04\text{-}0.10\text{ m s}^{-1}$ en la Ría de Vigo. La observación de ripples en algunas localidades (Fig. 13) confirman el hidrodinamismo al que está sometido el maërl, el cual se dispone en bandas de maërl vivo (parte cóncava o valle del ripple) y de maërl muerto (parte convexa o cresta del ripple). El intervalo de profundidad al cual se observaron bancos de maërl con ripples ha sido variable: 9-12 m en la Ría de Muros-Noia, 2-13 m en la Ría de Arousa, 6-13 m en la Ría de Pontevedra y Aldán y 4-15 m en la Ría de Vigo. Megaripples fueron observados únicamente en el archipiélago de Ons (Ría de Pontevedra) generados por un incremento en la intensidad de las corrientes marinas durante los períodos de temporal (García-Gil *et al.* 2000). Los fondos de maërl encontrados en Galicia están formados por depósitos puros de coralináceas o mixtos con cascajo, pero también con guijarros, arena (Fig. 13). Ocasionalmente aparece mezclado con sedimento fino (arena o fango) en áreas medias o internas de rías, áreas próximas al canal central o bien a polígonos de cultivos de mejillón.

También se ha registrado maërl en zonas de transición con praderas de la fanerógama marina *Zostera marina* en una localidad somera de la Ría de Arousa (-2 m, Xidoiro Areoso).

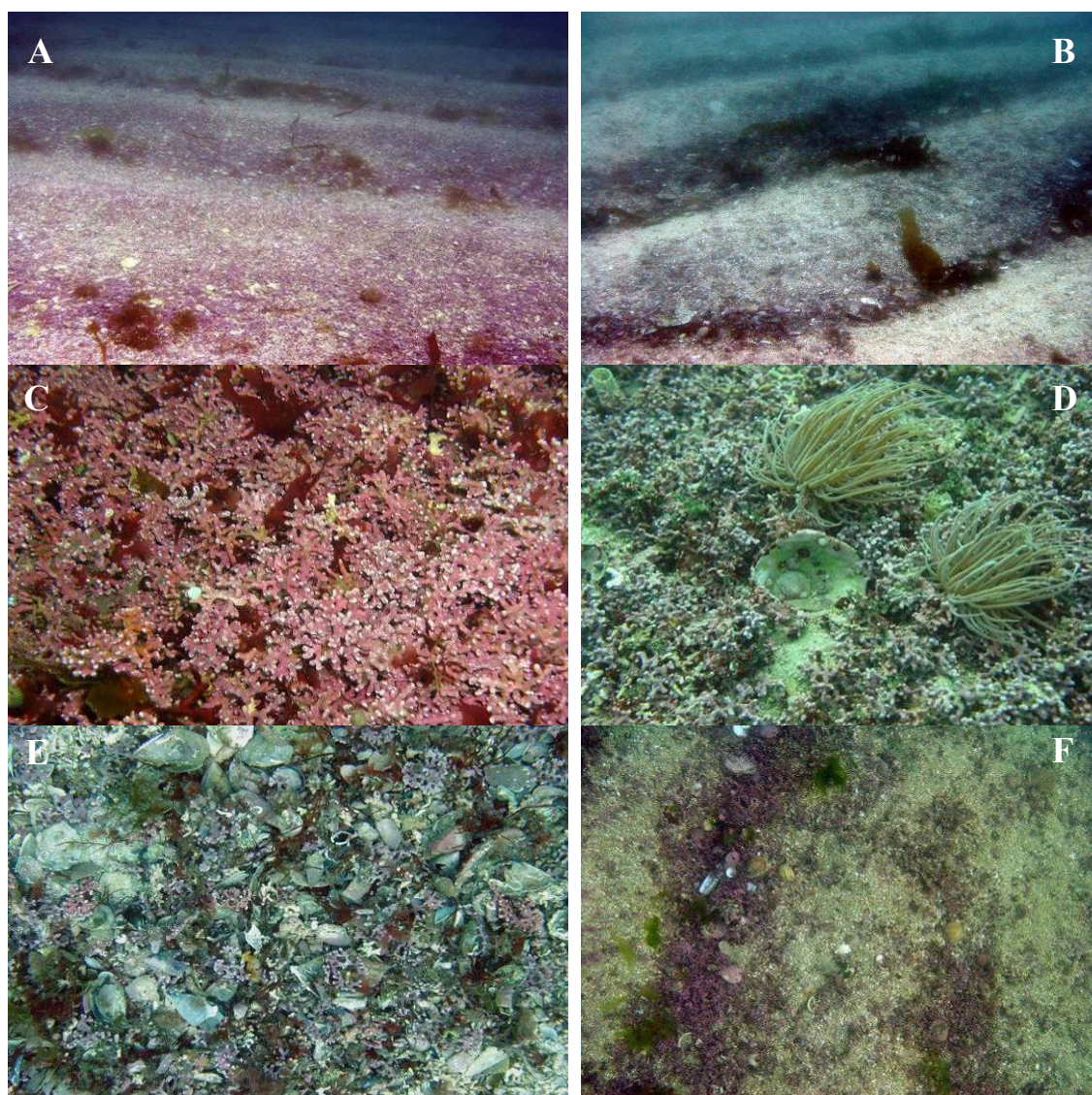


Figura 13. A-B. Ripples observados en la Isla de Sálvora e Islas Cíes, respectivamente. El maërl vivo se deposita en la parte cóncava o valles de ripples mientras que el maërl muerto se dispone en la parte convexa. C. Fondo de maërl formado exclusivamente por algas coralíneas no geniculadas. D y E. Fondo de maërl mixto con cascajo. F. Fondo de maërl con arena. A: Ría de Arousa, -4 m; B: Ría de Vigo, -15 m; C: Ría de Arousa, -3 m; D: Ría de Vigo, -4m, E: Ría de Vigo, -10 m, F: Ría de Muros-Noia, -10m.

En general, ocupan gran parte de las áreas asignadas a las clases texturales cascajo y arena en las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo (Vilas *et al.* 1995, 2005, García-Gil *et al.* 2000). En la Ría de Arousa, el maërl fue además descrito como una fracción de sedimento biodetrítico, como fragmento ficógeno del sedimento o bajo el término “Lithothamnion rudite” (Koldijk 1968, Mora 1980, Rey 1993b). El hecho de que el maërl se encuentre abundante en áreas de cascajo coincide con la observación de Miranda (1934), el cual advertía que los fondos de maërl de la

Ría de Pontevedra aparecían citados en las cartas náuticas bajo el nombre erróneo de cascajo. Por otra parte, la presencia de maërl se relaciona con la distribución del contenido en carbonatos en el sedimento marino de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo (Vilas *et al.* 2005). El intervalo de salinidad obtenido durante los muestreos (29-35 psu) denota la influencia de aportes de agua dulce de los ríos que desembocan en estas rías (Otto 1975, De Castro *et al.* 2000, 2006, Ruiz-Villareal *et al.* 2002), generando a su vez importantes cambios en la dinámica de nutrientes de las rías (González *et al.* 1979, Fernández & Lavin 1982, M. Varela *et al.* 2005, 2008).

El estudio comparado de los mapas de distribución de esta tesis doctoral con datos de trabajos previos, permite detectar una ampliación notable en la distribución de los fondos de maërl en Galicia, especialmente para las rías de Ferrol, Muros-Noia, Pontevedra, Aldán y Vigo donde no existían más que datos puntuales. Además, se han encontrado diferencias en el porcentaje de cobertura de maërl con respecto a la bibliografía consultada. Las posibles causas a esta variación se discuten en Peña & Bárbara (2008a) y se resumen en el capítulo de estado de conservación de los fondos de maërl en Galicia.

Tal como se ha indicado en la metodología, la representación y estima de los resultados ha ido evolucionando durante el desarrollo de la presente tesis doctoral. Se han incorporado herramientas de sistemas de información geográfica ya que son más adecuados para abarcar estudios cartográficos de una manera más precisa (Hall-Spencer *et al.* 2008b, Halfar *et al.* 2009, Savini *et al.* 2009, UNEP 2009) al permitir calcular áreas y generar capas con la información de cada zona. En esta tesis doctoral, además de delimitar el número de bancos de maërl y su localización, se ha calculado la extensión de los mismos y el reparto mediante clases de cobertura de maërl (1-25%, 26-50%, 51-75% y 76-100%, Tab. 2), así como el área ocupada por las diferentes clases de valores de ratio de maërl vivo/muerto (%) (Tab. 3). Estos resultados aparecen también incluidos en Peña & Bárbara (2009).

A lo largo de la costa gallega se han podido delimitar un total de 111 bancos de maërl: 3 en la Ría de Ferrol, 13 en la Ría de Muros-Noia, 43 en la Ría de Arousa, 29 en la Ría de Pontevedra y Aldán y 23 en la Ría de Vigo. El área ocupada por los fondos de maërl abarca 21.78 km² (3% del área total de estas rías). La extensión de cada banco es muy variable (Tab. 2), destacando la Ría de Arousa tanto por el elevado número de bancos (43) como por la extensión de los mismos (14.20 km²). La Ría de Pontevedra y Aldán alberga más bancos (29) que la Ría de Vigo (23) pero éstos presentan menor extensión (2.64 km² frente a 3.31 km²). La Ría de Ferrol es la más pobre en bancos de maërl y área ocupada (3 bancos con extensión aproximada de 0.17 km²). Para cada clase de cobertura de maërl, la Ría de Arousa presenta además el área más extensa (Tab. 2), seguido de la Ría de Vigo y de las rías de Pontevedra y Muros-Noia. En cuanto al intervalo de

profundidad, es variable según la ría considerada (Tab. 2); la Ría de Arousa presenta el intervalo más amplio de profundidad así como los bancos situados a mayor profundidad (hasta 41 m). Además, en esta ría se ha localizado un extenso banco de maërl (2.15 km²) que se extiende hasta el intermareal inferior, además de contener una playa intermareal de maërl en el entorno de la Isla Benencia (Fig. 14) cuyo registro es único en la Península Ibérica (Peña & Bárbara 2008b).

Tabla 2. Área ocupada e intervalo de profundidad de los fondos de maërl en las rías gallegas estudiadas. El área fue precisada por intervalos de cobertura de maërl (1-25%, 26-50%, 51-75% y 76-100%).

	Ría de Ferrol		Ría de Muros-Noia		Ría de Arousa		Rías de Pontevedra y Aldán		Ría de Vigo		Total	
Cobertura de maërl (%)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)
1-25%	0.12	8-21	1.08	5-32	4.90	0-41	2.00	2-32	0.99	1-28	9.09	0-41
26-50%	0.05	11-13	0.13	6-20	1.43	2-38	0.21	5-20	0.71	3-24	2.53	2-38
51-75%	-	-	0.19	13-23	2.49	1-24	0.13	6-21	0.55	5-20	3.35	1-24
76-100 %	-	-	0.07	8-17	5.38	2-26	0.29	6-18	1.06	4-16	6.80	2-26
Total	0.17	8-21	1.47	5-32	14.20	0-41	2.64	2-32	3.31	1-28	21.78	0-41



Figura 14. Aspecto de la playa intermareal formada por maërl muerto, cascajo y arena frente a la Isla Benencia (Playa de Carregueros, Cabo Cruz, Ría de Arousa).

En cuanto a la ratio de maërl vivo/muerto observado en los bancos de maërl de las rías gallegas (Tab. 3), los intervalos 26-50% y 76-100% son los más extensos (8.97 km² y 8.66 km², respectivamente). En la Ría de Arousa también se ha detectado la mayor extensión de bancos con un porcentaje alto de maërl vivo (6.84 km² con coberturas de maërl vivo superiores al 76%) en un intervalo amplio de profundidad (0-41 m). A excepción de esta ría, en el resto de rías se han encontrado áreas en la que no se ha detectado maërl vivo con una profundidad variable (7-27 m, Tab. 3). En esta última observación hay que tener en cuenta que el método de recolección puede influir en este resultado; ya que mediante dragado pudo haberse recogido la muestra justo en la parte convexa de un ripple, en el cual se sitúa el maërl muerto. Por otra parte, este dato podría ser un indicio de degradación de la población. Por último, el espesor de la capa viva de maërl registrado en los fondos de maërl gallegos ha sido variable: Ría de Ferrol (1 cm), Ría de Muros-Noia (hasta 10 cm), Ría de Arousa (hasta 20 cm), Ría de Pontevedra y Aldán (hasta 5 cm) y Ría de Vigo (hasta 10 cm). El espesor obtenido en casi todas las rías supera al máximo de espesor indicado por Koldijk (1968) en la Ría de Arousa (3 cm).

Tabla 3. Área ocupada (km²) e intervalo de profundidad (m) de la ratio de maërl vivo/muerto en las rías gallegas estudiadas. La ratio de maërl vivo/muerto se ha dividido en cinco clases (0% maërl vivo, 1-25% maërl vivo, 26-50% maërl vivo, 51-75% maërl vivo y 76-100% maërl vivo).

	Ría de Ferrol		Ría de Muros-Noia		Ría de Arousa		Rías de Pontevedra y Aldán		Ría de Vigo		Total	
Ratio Maërl vivo/muerto (%)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)	Área (km ²)	Prof (m)
0	0.02	21	0.17	14-32	-	-	0.11	7-27	0.02	7	0.31	7-27
1-25	0.10	11-13	0.12	5-23	0.46	0-38	0.24	2-28	0.18	10-28	1.11	2-38
26-50	0.01	8	1.03	6-18	5.17	1-23	1.23	3-32	1.53	1-28	8.97	0-32
51-75	-	-	-	-	1.73	1-20	0.22	7-21	0.76	5-18	2.71	1-21
76-100	0.04	13	0.15	5-16	6.84	1-41	0.82	2-26	0.82	4-19	8.66	1-41
Total	0.17	8-21	1.47	5-32	14.20	0-41	2.64	2-32	3.31	1-28	21.78	0-41

Los resultados obtenidos, sobre el número y extensión de bancos, difieren con respecto a los publicados en Peña & Bárbara (2006a, 2008a). En estos trabajos aparecen únicamente los datos obtenidos hasta el año 2006, por lo que algunos bancos de maërl no estaban lo suficientemente delimitados lo que ha llevado a que, en ocasiones, un mismo banco de maërl extenso se interpretó como varios de menor extensión. Por otra parte, la aplicación de sistemas de información geográfica para estimar el área ocupada por los bancos de maërl ha modificado sustancialmente algunos de los resultados presentados en las publicaciones iniciales. Con el método de cuantificación anterior que consistía en contar las cuadrículas de coordenadas UTM

de 1 km² en las que el maërl estaba presente, aparecen sobreestimadas determinadas áreas que fueron estudiadas previamente como es el caso del Parque Nacional Islas Atlánticas (Peña & Bárbara 2006a).

Dentro del territorio marítimo de áreas protegidas, como el Parque Nacional Islas Atlánticas (Archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes, Figs. 6, 8, 11) y áreas de la Red Natura 2000 (Costa Ártabra, Complejo Ons-Grove, Figs. 4, 7-8) se ha detectado un total de 23 bancos de maërl con un área total aproximada de 6 km². Los resultados obtenidos sobre estas áreas de protección se desarrollan en el capítulo sobre el estado de conservación de los fondos de maërl en Galicia.

C.-Comparación con otras regiones europeas.

Los fondos de maërl gallegos presentan similitudes con los registrados en otras regiones atlánticas europeas (Islandia, Noruega, Escocia, Irlanda y Bretaña francesa) en las cuales el maërl aparece generalmente asociado a fondos de sustrato blando protegidos del oleaje tales como fiordos, loughs y bahías (Lemoine 1910, Jacquotte 1962, Adey 1968, Sneli 1968, Cabioc'h 1969, Bosence 1976, 1980, Gunnarsson 1977, Hily *et al.* 1992, Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, De Grave *et al.* 2000, Hall-Spencer *et al.* 2008b). En los fondos de maërl de estas regiones también se observaron ripples e incluso megaripples de hasta 1.5 m de altura (Blunden *et al.* 1981). En ellos el maërl vivo suele disponerse en la parte cóncava de los mismos (Keegan 1974, Bosence 1976, BIOMAERL Team 1999) lo cual se debe al rodaje de las partículas de mayor tamaño y más redondeadas hacia la parte cóncava del ripple donde finalmente quedan acumuladas (Blunden *et al.* 1977). Dada la presencia de ripples, es evidente que la localización de fondos de maërl se produce, al menos, en áreas con hidrodinamismo moderado. Sin embargo, la información acerca de las condiciones hidrodinámicas de los fondos de maërl del atlántico europeo es escasa. Mientras en un banco de maërl de Irlanda se registraron máximos de 0.01 m s^{-1} (Maggs 1983) y en Irlanda del Norte intensidades máximas de 2.57 m s^{-1} (Hinojosa *et al.* 2009), en el sur de Inglaterra los bancos de maërl aparecen restringidos a un intervalo mayor de intensidad ($0.37\text{-}0.80 \text{ m s}^{-1}$, Hall-Spencer *et al.* 2008b); por lo contrario, en la Bretaña francesa se encuentran en áreas sometidas a una intensidad de corriente inferior a 1 ms^{-1} ($0.10\text{--}1 \text{ ms}^{-1}$, REBENT 2009). Basándose en la localización de los fondos de maërl en las rías gallegas, se ha estimado que las poblaciones gallegas están afectadas por un rango de intensidad de corriente aproximado de $0.04\text{-}0.5 \text{ m s}^{-1}$, a lo que habría que añadir el efecto del viento que produce oleaje en los fondos de maërl más someros.

Comparando la profundidad a la que se encuentran los fondos de maërl europeos atlánticos y mediterráneos (Tab. 4), las poblaciones gallegas presentan la mayor amplitud frente a regiones atlánticas septentrionales. Un elemento común que presenta Galicia con regiones atlánticas tales como Irlanda y Escocia es la existencia de una playa intermareal formada por la acumulación de maërl (Farrow *et al.* 1978, Peña & Bárbara 2008b, Guiry & Guiry 2009). Por otra parte, la presencia de maërl limítrofe con praderas de fanerógamas marinas (Ría de Arousa, -2 m, Xidoiro Areoso) ha sido también observado en otras regiones atlánticas (*Zostera marina* en Irlanda y Bretaña francesa, Bosence 1980, Blunden *et al.* 1981), y mediterráneas (*Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson y *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile en la Península Ibérica, BIOMAERL Team 1999).

Tabla 4. Intervalo de profundidad al que se encuentran los fondos de maërl en las costas europeas atlánticas (ATL) y mediterráneas (MED). Atlántico: Islandia (Adey 1968, Gunnarsson 1977); Suecia (Alexandersson 1974), Noruega (Foslie 1895, Sneli 1968, Freiwald 1995, Husa *et al.* 2004); Escocia (Maggs & Guiry 1987, BIOMAERL Team 1999); Gales (Maggs & Guiry 1987, Leliaert *et al.* 2009); Sur de Inglaterra (Hall-Spencer *et al.* 2008b); Irlanda (Keegan 1974, Bosence 1976, 1980, Blunden *et al.* 1981, Maggs 1983, Maggs & Guiry 1987, Birkett *et al.* 1998, De Grave & Whitaker 1999, De Grave *et al.* 2000, Hall-Spencer *et al.* 2008b, Hinojosa *et al.* 2009, Leliaert *et al.* 2009); Bretaña francesa (Lemoine 1910, Jacquotte 1962, Cabioc'h 1968, Cabioc'h 1969, Blunden *et al.* 1977, Maggs & Guiry 1987, Hily *et al.* 1992, BIOMAERL Team 1999, Grall 2003, Leliaert *et al.* 2009); Galicia (Miranda 1934; Donze 1968, Koldijk 1968, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Adey & McKibbin 1970, Mora 1980, Urgorri *et al.* 1992, Otero-Schmitt 1993, BIOMAERL Team 1999, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002, Bárbara *et al.* 2004 y presente tesis doctoral); Islas Azores (Rosas-Alquicira *et al.* 2009); Algarve (Peña *et al.* 2009a); Islas Canarias (Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Ballesteros 1993a); Madeira (Cabioc'h 1974). Mediterráneo: SE Península Ibérica (Jacquotte 1962, Soto 1990); E Península Ibérica (BIOMAERL Team 1999, Bordehore *et al.* 2003) NE Península Ibérica (Jacquotte 1962, Ballesteros 1988, 1992), Islas Baleares (Gómez *et al.* 1986, Ballesteros *et al.* 1993b, 1994); Sur de Francia (Huvé 1955, Jacquotte 1962); Córcega (Jacquotte 1962); Italia (Basso 1994, 1998, Mannino *et al.* 2002, Castriota *et al.* 2005); Malta (BIOMAERL Team 1999, Sciberras *et al.* 2009), N África (Jacquotte 1962); Mar de Mármara (Atabey 1998); Mar Egeo (Jacquotte 1962).

Área	Región	Profundidad (m)								
		0-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-85	86-100
ATL	Islandia	+	+	+	-	-	-	-	-	-
ATL	Noruega	+	+	+	-	-	-	-	-	-
ATL	Suecia	+	+	+	-	-	-	-	-	-
ATL	Escocia	+	+	-	-	-	-	-	-	-
ATL	Gales	+	-	-	-	-	-	--	-	-
ATL	Sur Inglaterra	-	+	+	-	-	-	-	-	-
ATL	Irlanda	+	+	+	+	-	-	-	-	-
ATL	Bretaña francesa	+	+	+	-	-	-	-	-	-
ATL	Galicia	+	+	+	+	+	-	-	-	-
ATL	Islas Azores	+	-	-	-	-	-	-	-	-
ATL	Algarve	-	+	+	-	-	-	-	-	-
ATL	Islas Canarias	-	-	+	+	+	+	-	-	-
ATL	Madeira	-	-	-	-	+	-	-	-	-
MED	SE Península Ibérica	-	-	-	+	+	+	-	-	-
MED	E Península Ibérica	-	-	-	+	-	-	-	-	-
MED	NE Península Ibérica	-	-	+	+	+	+	-	-	-
MED	Islas Baleares	-	-	+	+	+	+	+	+	-
MED	Sur Francia	-	-	-	+	+	-	-	-	-
MED	Córcega	-	-	-	+	+	+	+	-	-
MED	Italia	-	-	-	+	+	+	+	+	+
MED	Malta	-	-	-	-	+	+	+	+	+
MED	N África	-	-	-	+	+	+	-	-	-
MED	Mar de Mármara	-	-	+	+	+	+	-	-	-
MED	Mar Egeo	-	-	-	-	-	-	-	-	+

Existen pocos estudios extensivos de cartografiado de los fondos de maërl que permitan establecer una comparación de la extensión de esta comunidad marina a lo largo de las costas atlánticas europeas. En un reciente trabajo de revisión acerca del estado de conocimiento de los fondos de maërl en la región OSPAR (Hall-Spencer *et al.* 2008b), se aporta como dato aproximado la presencia de maërl en 96 cuadrículas de 50 km² distribuidas a lo largo de la región OSPAR, principalmente en las costas de Islandia, Escocia, Irlanda, sur de Inglaterra, Bretaña francesa y Galicia. En la Bretaña francesa se está desarrollando en la actualidad el cartografiado de fondos de maërl donde se conoce que existen al menos 70 bancos (cobertura de maërl >20%) cuya extensión es superior a 1 km² en 17 localidades (Gautier 1971, Hall-Spencer *et al.* 2008b); aunque se reconoce que la existencia de muchos bancos de maërl de pequeña entidad (<100 m²) está dificultando las tareas de estima de su extensión. Si comparamos la extensión de los fondos de maërl gallegos (21.78 km²) con la estimada en regiones atlánticas europeas que cuentan con estudios de cartografiado tales como Irlanda (57 km², De Grave & Whitaker 1999, De Grave *et al.* 2000) y la Bretaña francesa (179.41 km², Hall-Spencer *et al.* 2008b), Galicia cuenta con la menor extensión de fondos de maërl. Sin embargo, Galicia supera la estimada para los bancos de maërl citados recientemente en las Islas Azores (831 m², Rosas-Alquicira *et al.* 2009). En cuanto a la región Mediterránea, un reciente trabajo de revisión del Coralígeno y otras bio-concreciones calcáreas a lo largo de la costa mediterránea (UNEP 2009) calcula sólo para la facies "coralígeno y maërl" una extensión que alcanza los 1500.50 km². Sin embargo, a un nivel geográfico más local, se estiman áreas de 15 km² para fondos de maërl cartografiados en el Mar Tirreno (Savini *et al.* 2009).

D.-Morfotipos del maërl de Galicia y su relación con el hábitat.

El maërl gallego está constituido por algas coralináceas compuestas por un nódulo central de naturaleza algal, con la excepción de una localidad (Isla Sálvora, -5 m) en la que se encontraron especímenes de *Lithophyllum incrustans* formando rodolitos (con nódulo central formado por guijarros). La presencia de maërl formado exclusivamente por algas coralináceas no geniculadas es una característica común a la mayoría de fondos de maërl del atlántico europeo (Lemoine 1910, Cabioc'h 1969, 1974, Adey & McKibbin 1970, Bosence 1976, Gunnarsson 1977, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Maggs 1983, Freiwald 1995, Birkett *et al.* 1998, De Grave & Whitaker 1999, BIOMAERL Team 1999, De Grave *et al.* 2000, Grall 2003, Peña & Bárbara 2008b).

Según las formas de crecimiento propuestas en Woelkerling *et al.* (1993), el maërl de Galicia perteneciente a *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* es fruticoso, con una densidad de ramificación (o también llamado grado de protuberancia, Basso *et al.* 2009) muy variable. El tamaño del maërl de Galicia (medido como Ld, Tab. 5) oscila entre 1.47 cm (Isla Ons, -10 m) y 2.95 cm (Piedras Lobeiras, -8 m y Bajo los Mezos, -23 m). De forma excepcional, en la localidad de Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m), se encontraron ejemplares de hasta 7.05 ± 1.9 cm correspondientes a *Mesophyllum sphaericum*, descrita como nueva especie (Peña *et al.* 2009b). Tres clases morfológicas de maërl (esferoidal, elipsoidal y discoidal) aparecen representadas en todas las rías gallegas. La morfología discoidal ha resultado dominante, aunque la esférica fue mayoritaria en el 42% de las localidades estudiadas de la Ría de Arousa situadas entre 1 y 15 m de profundidad (Tab. 5). En la Ría de Vigo, la dominancia de maërl esférica también se encontró en fondos de maërl someros pero en un intervalo más restringido (4-5 m de profundidad). En cambio, en otras rías como Ferrol, Pontevedra y Aldán el maërl discoidal es dominante en todas las profundidades estudiadas (5-28 m). Por otra parte, el maërl elipsoidal no fue mayoritario en ninguna muestra aunque en alguna localidad ha alcanzado una proporción máxima de 48% (Islote Caballo de Bueu, -12 m). En el contexto global gallego (Fig. 15, Peña & Bárbara 2009), se ha observado que la proporción de maërl esférica es mayoritaria en fondos de maërl muy someros (1-4 m de profundidad). A partir de esta cota batimétrica, el maërl discoidal resultó dominante (5-28 m), con la excepción de una localidad profunda (-24 m) en el cual se produce una inversión de clases morfológicas (aumento de maërl esférica a expensas del maërl discoidal). La proporción de maërl elipsoidal, en cambio, ha resultado variable con la profundidad. El análisis estadístico de la distribución de las frecuencias

de cada morfotipo demostró no ser independiente de la profundidad de recolección (test chi-cuadrado =1863.98, $p=0.000$; Peña & Bárbara 2009).

Tabla 5. Tamaño medio del maërl (Ld, cm) y morfotipos dominantes obtenidos para cada ría en el intervalo de profundidad estudiado.

Ría	Tamaño maërl (cm)	Morfotipos dominantes		Profundidad (m)
		Morfología	Profundidad (m)	
Ferrol	1.56-1.76	Discoidal	11-13	11-13
Muros-Noia	1.76-2.54	Esferoidal	8-13	8-13
		Discoidal	11-13	
Arousa	1.6-2.95 (-7.04)	Esferoidal	1-15	1-36
		Discoidal	3-36	
Pontevedra y Aldán	1.47-2.84	Discoidal	5-28	5-28
Vigo	1.71-2.84	Esferoidal	4-5	4-28
		Discoidal	5-28	

Esta tendencia general, con alta proporción de maërl esferoidal a poca profundidad, fue observada en un estudio realizado en un banco de maërl de la Ría de Arousa (Peña & Bárbara 2008b). Sin embargo, en este mismo estudio no se detectó correlación entre la disminución del movimiento del agua en profundidad y un incremento de maërl con menor densidad de ramificación (número de ramas cm^{-2}) tal como fue observado en otros estudios (Bosence 1976, Steller & Foster 1995, Basso 1996, Foster *et al.* 1997). Esta ausencia de correlación también ha sido indicada recientemente en un fondo de maërl de Australia (Goldberg 2006).

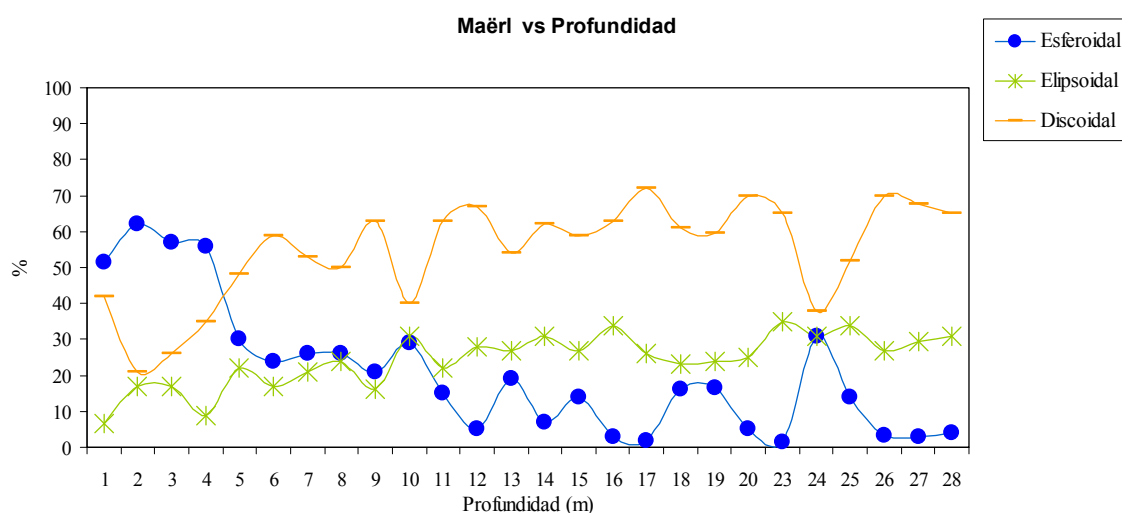


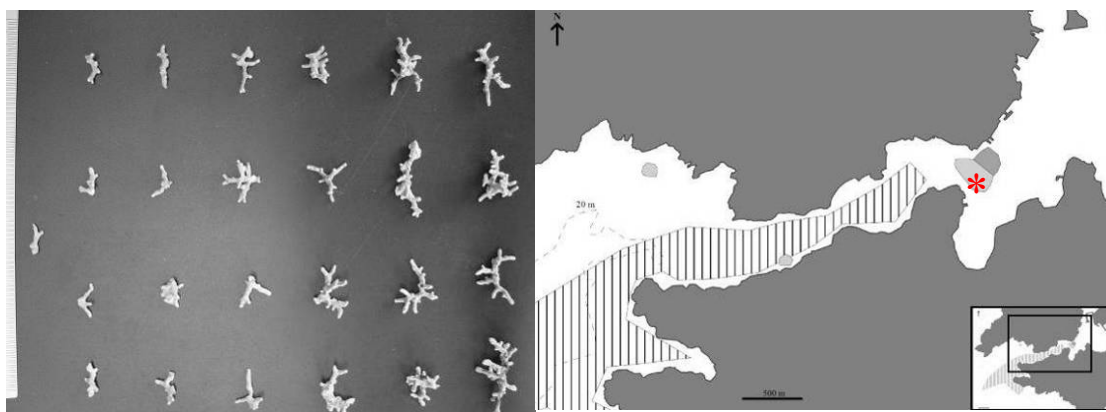
Figura 15. Variabilidad de morfotipos de maërl de Galicia (esferoidal, elipsoidal y discoidal) en relación con la profundidad.

En un reciente trabajo de revisión de las clases morfológicas del maërl a nivel mundial (Basso *et al.* 2009), se concluye que los fondos de maërl someros (<2 m) aparecen compuestos por maërl esferoidal a elipsoidal. Bosence (1976, 1980, 1983b), en su estudio de la variación de la esfericidad en un fondo de maërl en Irlanda, concluyó que mientras la densidad de ramificación mediante crecimiento intercalar de las ramas está sujeto a variaciones hidrodinámicas locales, las morfologías esferoidal y elipsoidal no mostraron patrón de distribución alguno. Sin embargo, este autor indicó la presencia de ambas morfologías densamente ramificadas en áreas de sustrato grueso (cascajo) con frecuentes ripples, frente al maërl discoidal dispuesto en áreas con sustrato arenoso y con moderada corriente, en los cuales el crecimiento de ramas en la parte inferior del maërl no se llega a producir debido a la ausencia de luz. Según este autor, la posición del maërl con respecto al sustrato y a otros especímenes de maërl, así como la actividad biológica o fracturas durante los procesos de transporte del maërl por el fondo, intervienen en el desarrollo de estas morfologías. Otros autores (Bosellini & Ginsburg 1971, Steneck 1986, Steller & Foster 1995, Foster *et al.* 1997, Basso 1998, Marrack 1999) también concluyeron que la morfología del maërl es un reflejo de las condiciones hidrodinámicas reinantes. De esta forma, la morfología esferoidal corresponde a una forma inestable, producto de un intenso movimiento del agua que suele ocurrir en fondos de maërl someros; en cambio, la morfología discoidal responde a una baja intensidad en las condiciones hidrodinámicas que, a su vez, guarda relación con el aumento de la profundidad. Sin embargo, para interpretar la morfología resultante también ha de tenerse en cuenta otros factores relacionados con el tipo de crecimiento de cada especie de maërl y los procesos de bioturbación por parte de la fauna asociada (Steller & Foster 1995, Marrack 1999, Riosmena-Rodríguez *et al.* 1999, Goldberg 2006, Rosas-Alquicira *et al.* 2009).

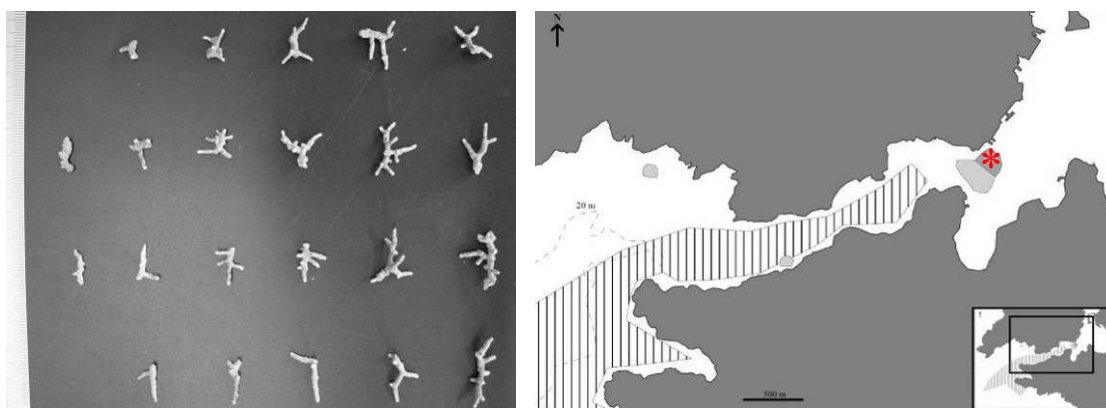
Los factores internos del maërl o la bioturbación podrían explicar el aumento de la proporción de maërl esferoidal detectada en una de las localidades estudiadas (norte de O Grove, Ría de Arousa, -24 m). Sin embargo, dado que los bancos de maërl adyacentes a esta localidad aunque situados a diferente profundidad (1-15 m) mantienen una alta proporción de maërl esferoidal, este patrón de morfologías puede deberse a que esta área situada entre A Illa de Arousa y Península de O Grove presenta condiciones de alta intensidad hidrodinámica que alcanza una velocidad máxima de 0.26 m s^{-1} (Meteogalicia 2007).

A continuación se muestran unas fichas que ilustran los morfotipos del maërl (SPH: esferoidal, ELL: elipsoidal, DISC: discoidal) encontrados en varias localidades gallegas con presencia de fondos de maërl. Las localidades se presentan por rías, ordenadas de norte a sur, y en orden creciente de profundidad.

Ría de Ferrol

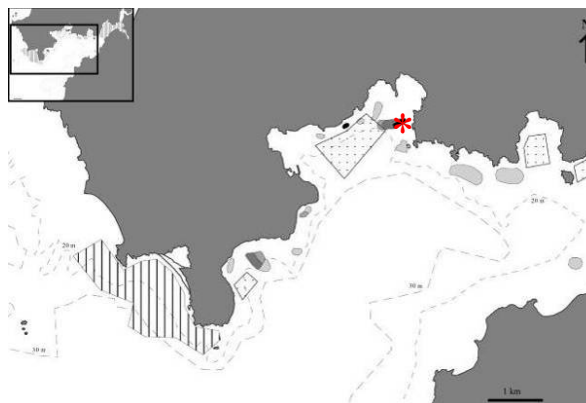


Punta Redonda (-11 m). Ld: 1.72 ± 0.60 cm. SPH (40%), ELL (12%), DISC (48%).

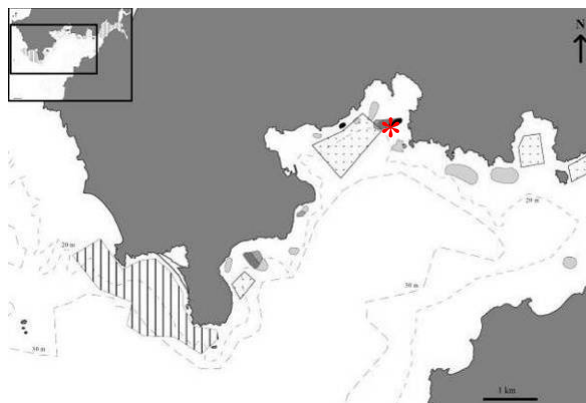


Punta del Vispón (-13 m). Ld: 1.56 ± 0.45 cm. SPH (9.5%), ELL (38.1%), DISC (52.4%).

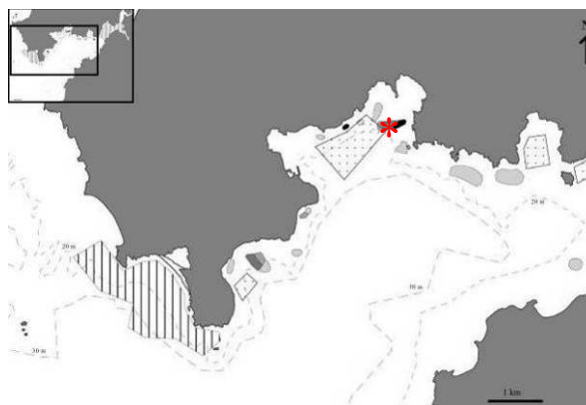
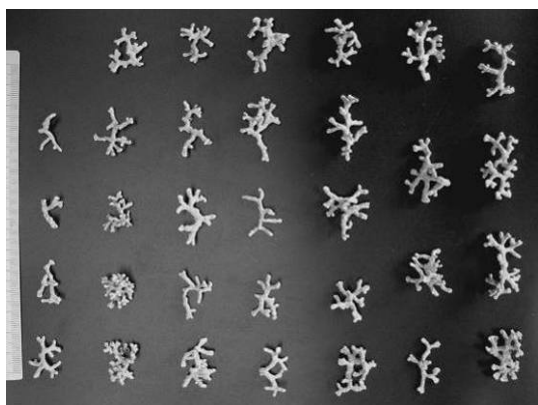
Ría de Muros-Noia



Ensenada de Bornalle (-8 m). Ld: 1.76 ± 0.5 cm. SPH (56.7%), ELL (20%), DISC (23.3%).

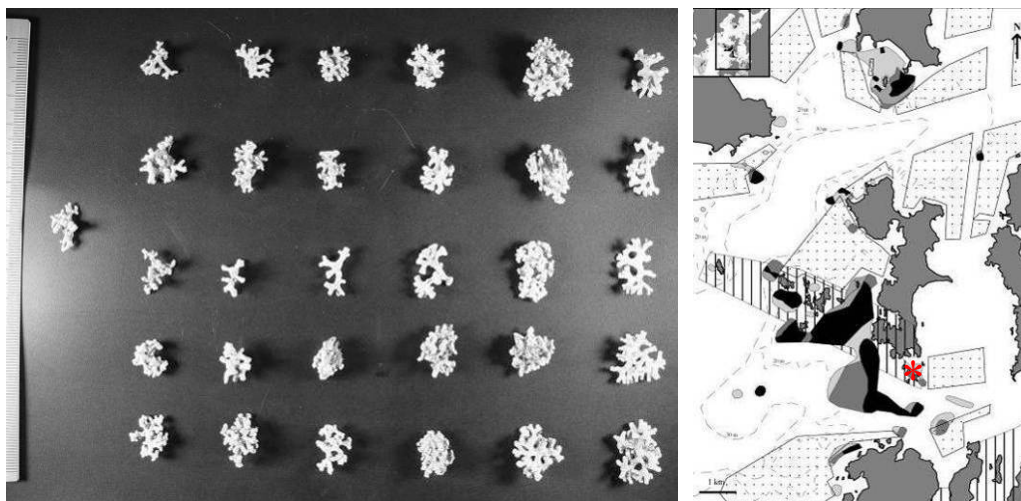


Ensenada de Bornalle (-11 m). Ld: 2.54 ± 0.61 cm. SPH (6.5%), ELL (38.7%), DISC (54.8%).

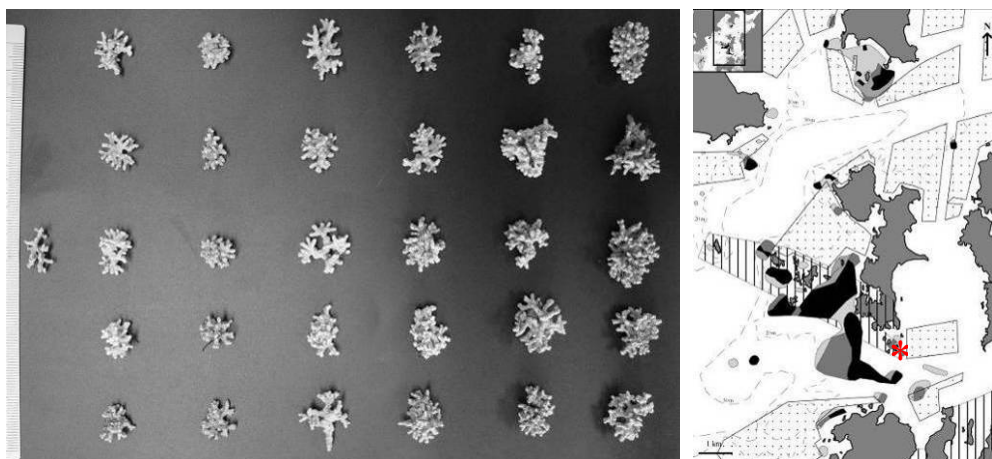


Ensenada de Bornalle (-13 m). Ld: 2.37 ± 0.47 cm. SPH (23.3%), ELL (36.7%), DISC (40%).

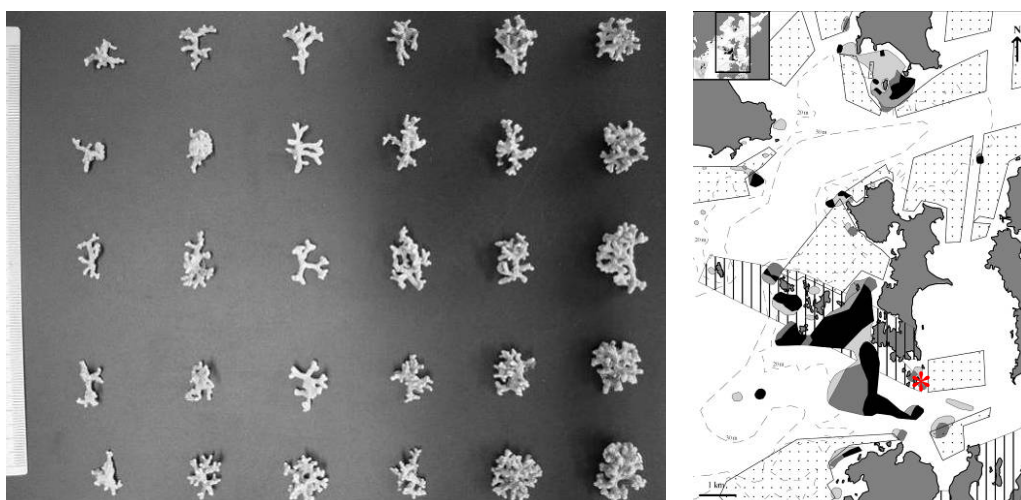
Ría de Arousa



Islote Galiñeiro (A Illa, -1 m). Ld: 1.64 ± 0.29 cm. SPH (51.6%), ELL (6.5%), DISC (41.9%).

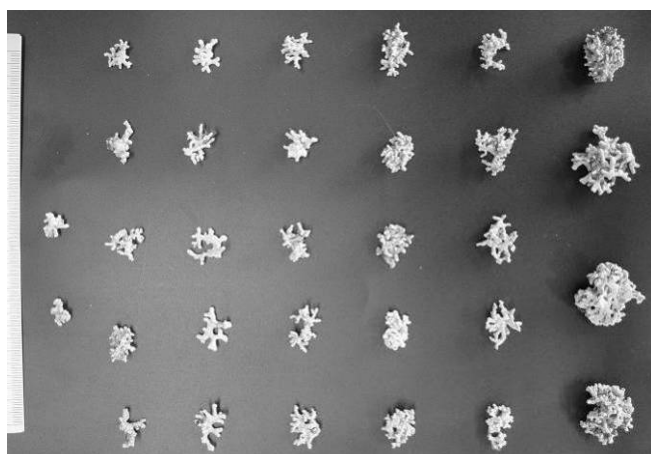


Islote Galiñeiro (A Illa, -2 m). Ld: 1.81 ± 0.29 cm. SPH (60%), ELL (20%), DISC (20%).

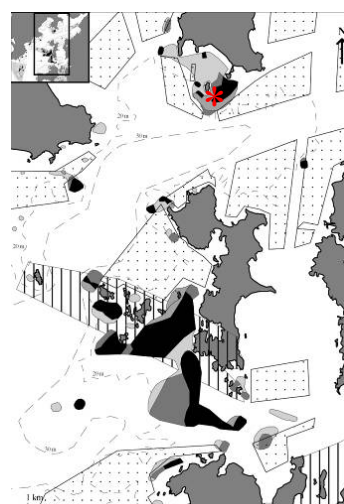


Islote Galiñeiro (A Illa, -2 m). LD 1.73 ± 0.3 cm. SPH (66.7%), ELL (13.3%), DISC (20%).

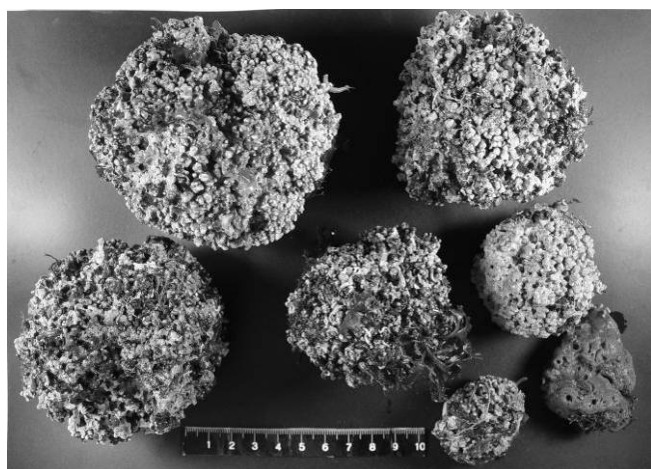
Ría de Arousa



Negreiriñas de Terra (O Grove, -2 m) Ld: 1.70 ± 0.45 cm. SPH (58.1%), ELL (19.4%), DISC (22.5%).

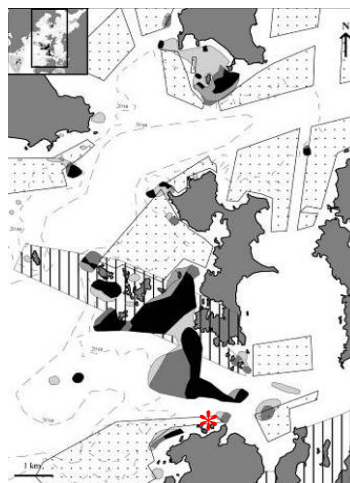
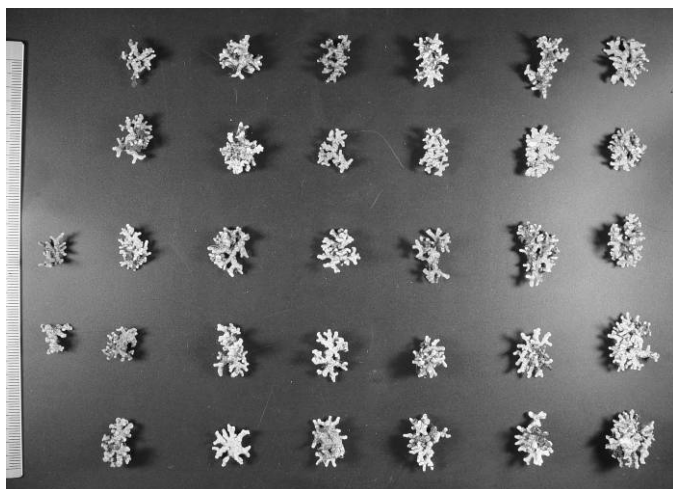


Isla Benencia (-3 m) Ld: 2.16 ± 0.29 cm. SPH (54.8%), ELL (19.4%), DISC (25.8%).

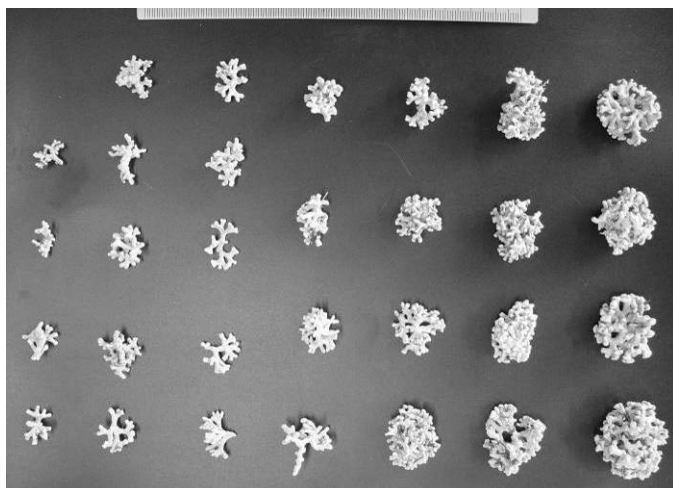


Isla Benencia (-3 m). Ld: 7.05 ± 1.90 cm. SPH (86.7%), ELL (13.3%).

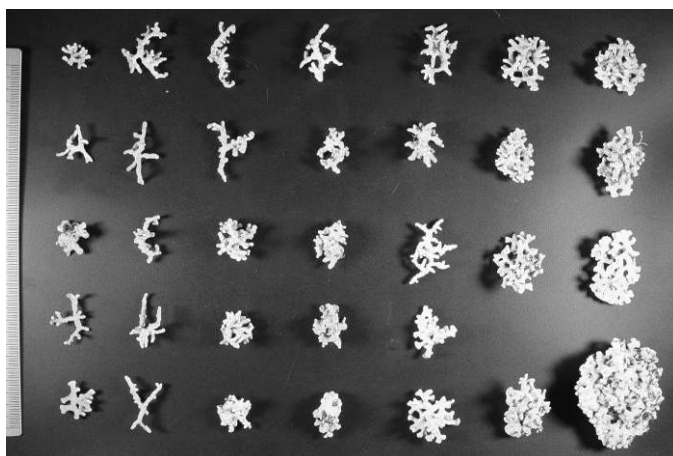
Ría de Arousa



Isote Rons (O Grove, -3 m). Ld: 1.76 ± 0.29 cm. SPH (35.5%), ELL (19.4%), DISC (45.1%).

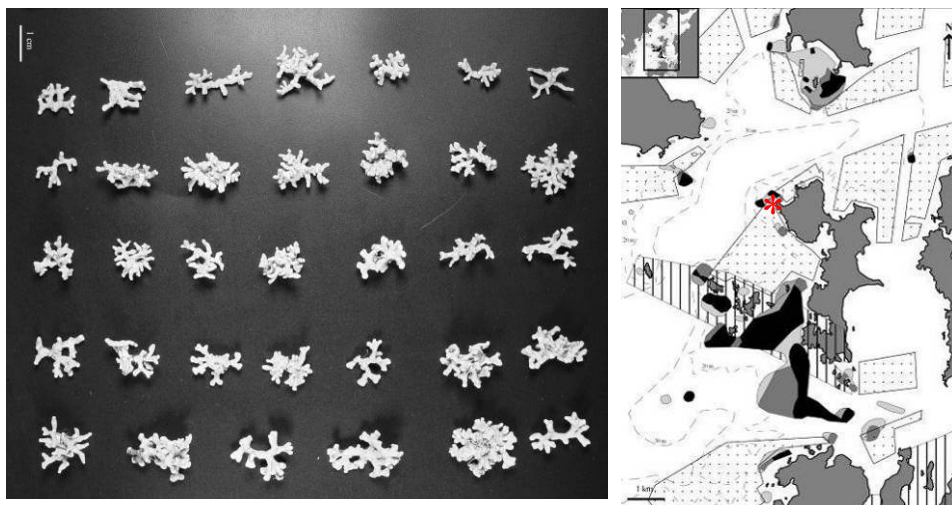


Isote Camallón (A Illa, -3 m). Ld: 2.09 ± 0.46 cm. SPH (64.5%), ELL (12.9%), DISC (22.6%).

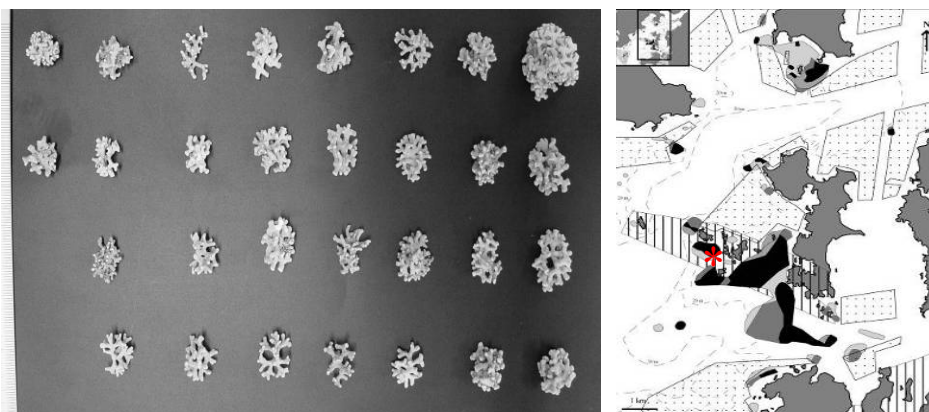


Punta Quilme (A Illa, -3 m). Ld: 2.26 ± 0.66 cm. SPH (36.4%), ELL (30.3%), DISC (33.3%).

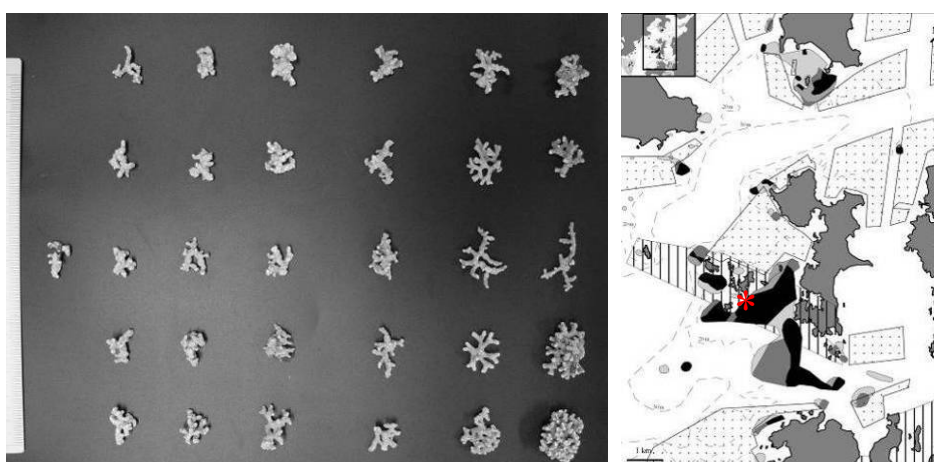
Ría de Arousa



Punta Barbafeita (A Illa, -3 m) Ld: 1.78 ± 0.30 cm. SPH (63.9%), ELL (16.4%), DISC (19.7%).

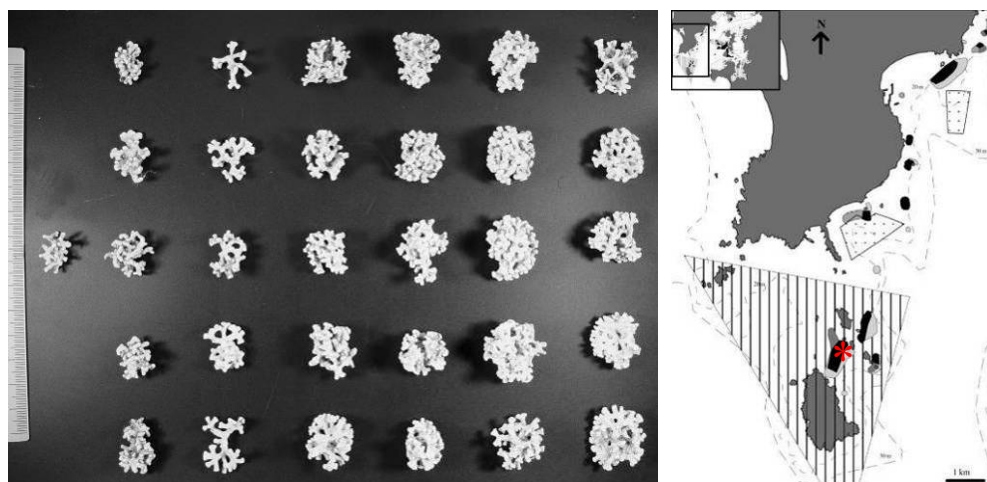


Islote Xidoiro Areoso (-3 m) Ld: 1.81 ± 0.29 cm. SPH (83.9%), ELL (6.5%), DISC (9.6%).

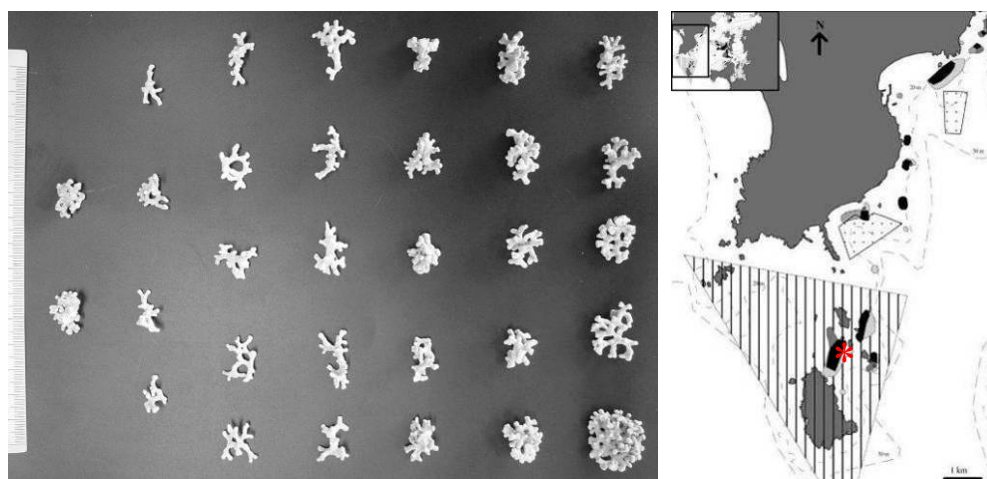


Islote Xidoiro Areoso (-4 m) Ld: 1.60 ± 0.39 cm. SPH (45.2%), ELL (16.1%), DISC (38.7%).

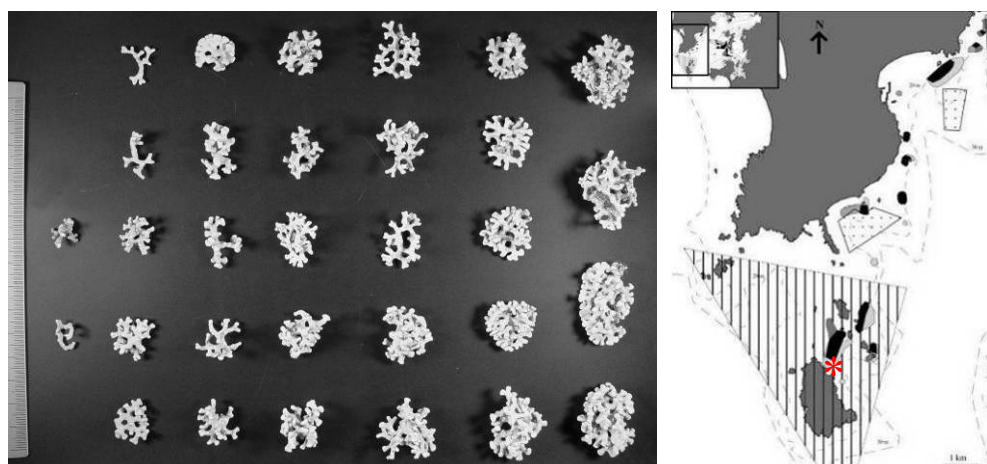
Ría de Arousa



Isla Erbosa (Archipiélago de Sálvora, -4 m). Ld: 2.16 ± 0.30 cm. SPH (74.2%), DISC (25.8%).

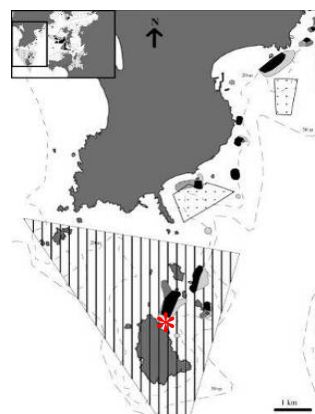
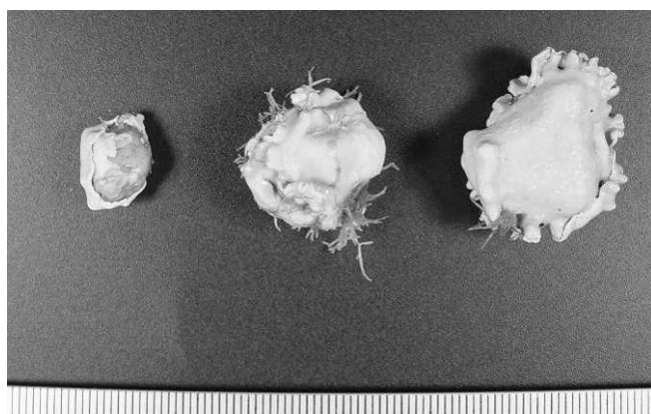


Isla Erbosa (Archipiélago de Sálvora, -5 m). Ld: 1.80 ± 0.31 cm. SPH (38.7%), ELL (29%), DISC (32.3%).



Isla Sálvora (-5 m). Ld: 2.21 ± 0.54 cm. SPH (19.4%), ELL (22.6%), DISC (58%).

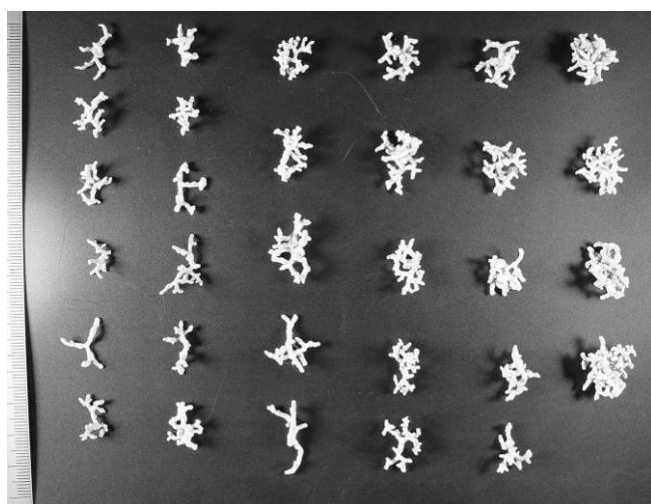
Ría de Arousa



Isla Sálvora (-5 m). Ld: 1.94 ± 0.55 cm. SPH (75%), ELL (25%).

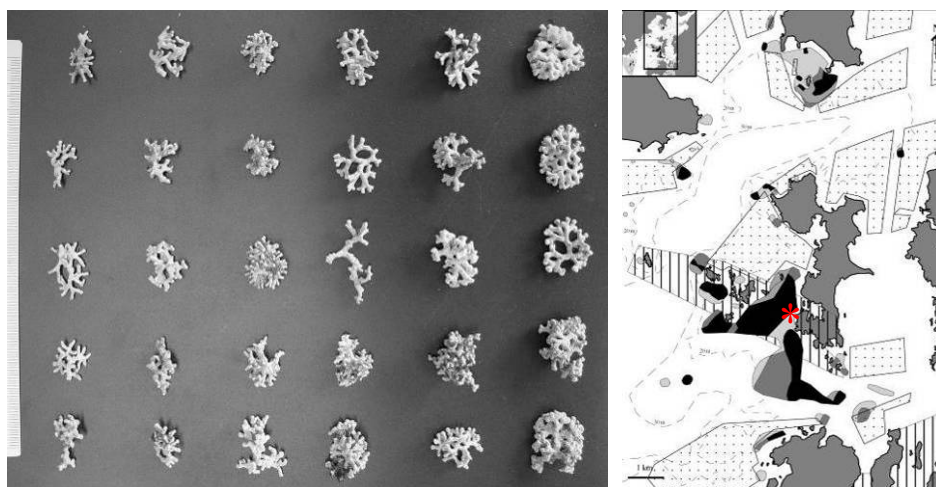


Punta Golfina (-5 m). Ld: 1.81 ± 0.38 cm. SPH (6.5%), ELL (25.8%), DISC (67.7%).

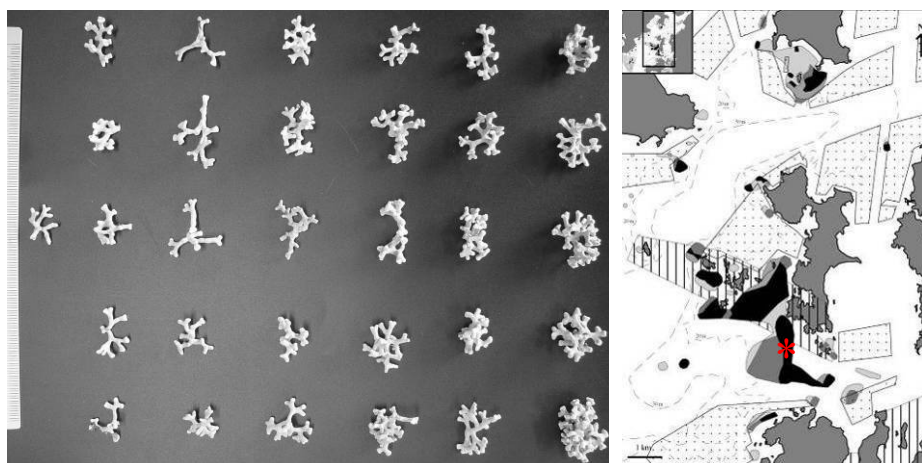


Punta Barbafeita (A Illa, -5 m). Ld: 1.66 ± 0.25 cm. SPH (41.9%), ELL (32.3%), DISC (25.8%).

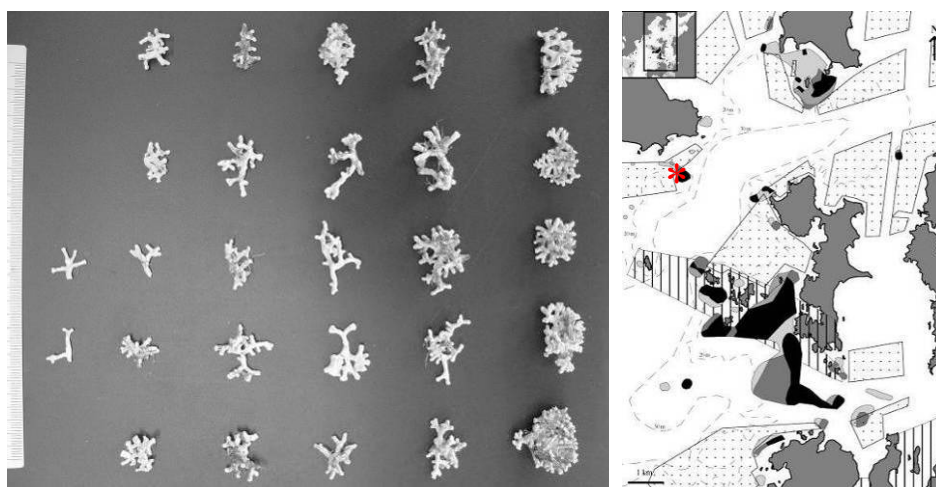
Ría de Arousa



Cala Quilme (A Illa, -5 m). Ld: 2.06 ± 0.33 cm. SPH (30%), ELL (23.3%), DISC (46.7%).

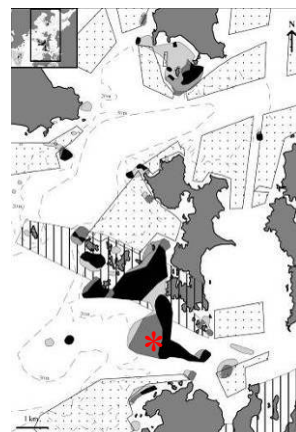
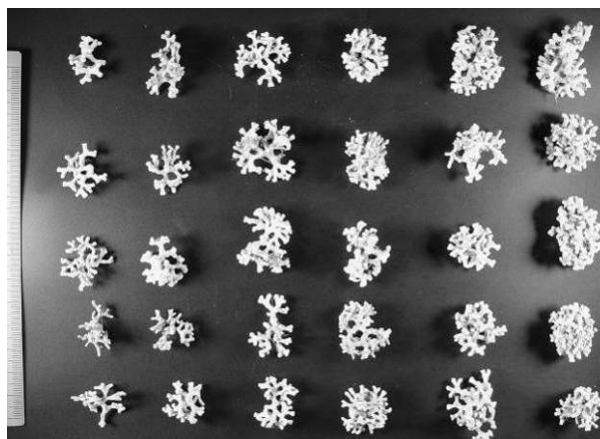


A Illa sur (-5 m). Ld: 1.94 ± 0.32 cm. SPH (54.8%), ELL (12.9%), DISC (32.3%).

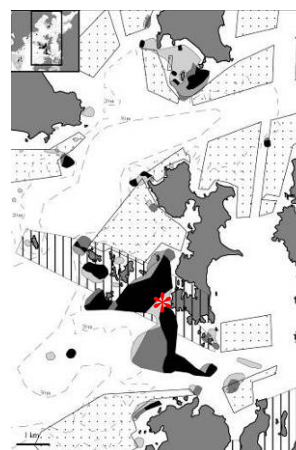
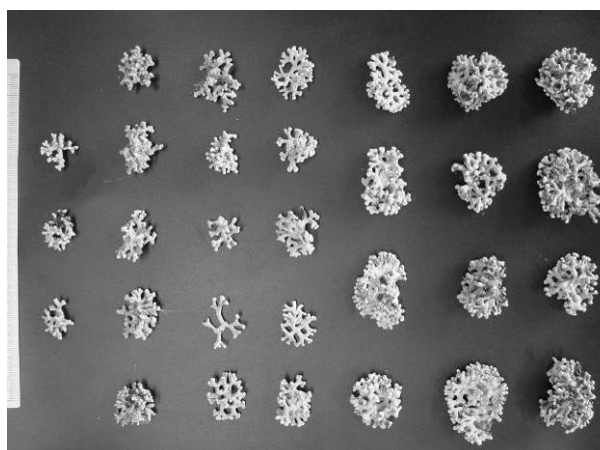


Sinal del Maño (-6 m). Ld: 2.05 ± 0.49 cm. SPH (11.1%), ELL (25.9%), DISC (63%).

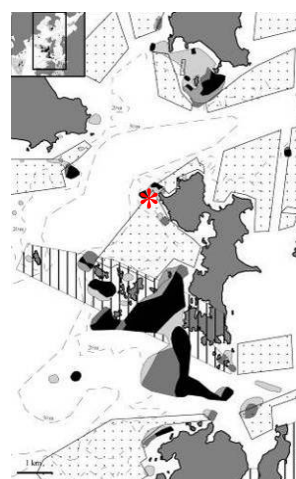
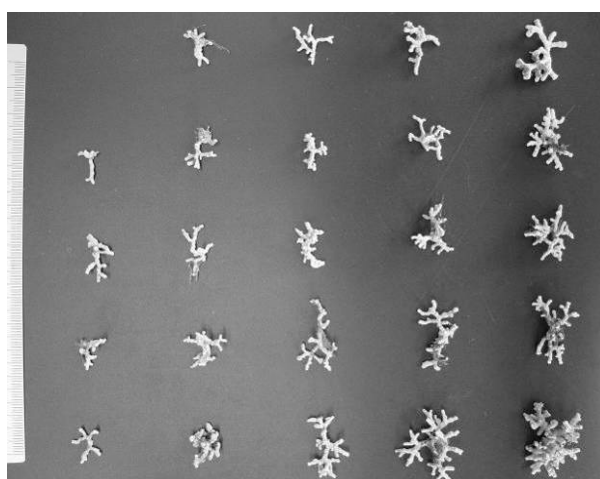
Ría de Arousa



Faro Praguero de Afuera (-6 m). Ld: 2.41 ± 0.34 cm. SPH (48.4%), ELL (12.9%), DISC (38.7%).

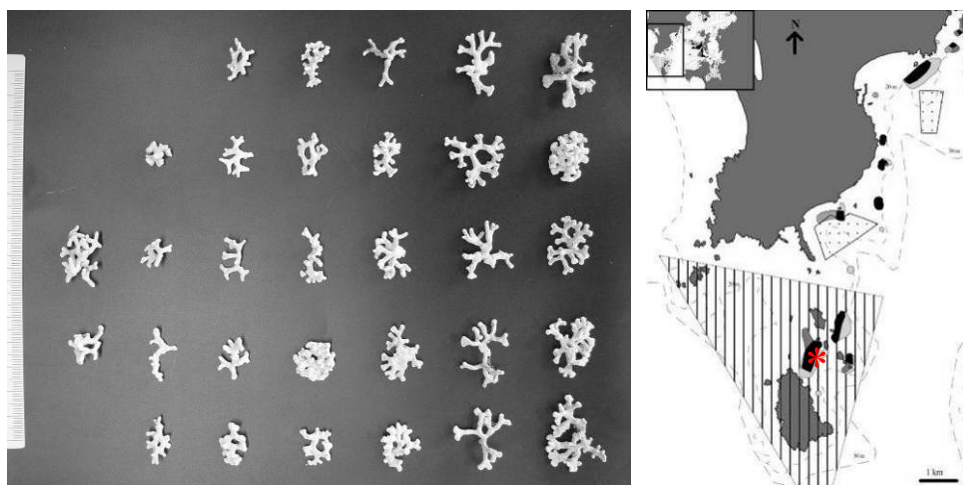


Playa Loutraeira (A Illa, -6 m). Ld: 2.48 ± 0.51 cm. SPH (35.5%), ELL (9.7%), DISC (54.8%).

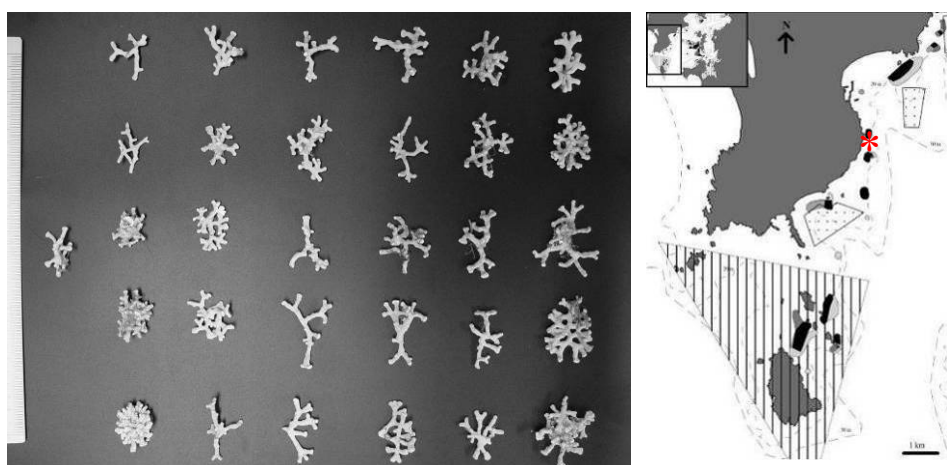


Punta Barbafeita (A Illa, -7 m). Ld: 1.96 ± 0.61 cm. SPH (54.1%), ELL (16.7%), DISC (29.2%).

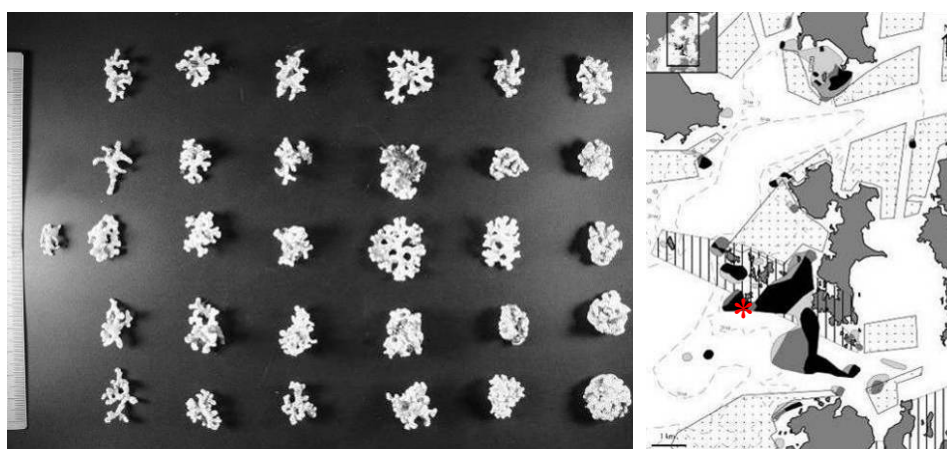
Ría de Arousa



Isla Vionta (Archipiélago de Sálvora, -7 m). Ld: 2.05 ± 0.47 cm. SPH (12.9%), ELL (22.6%), DISC (64.5%).

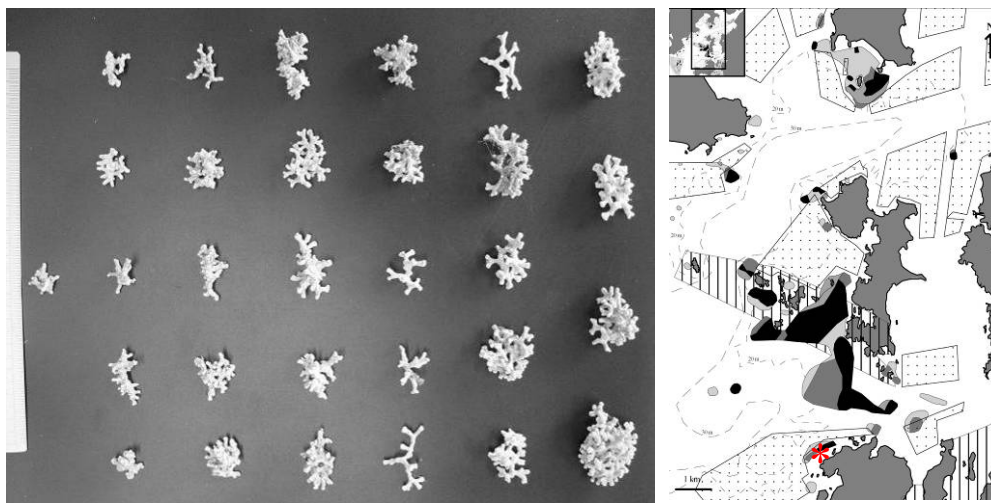


Punta Touro (-7 m). Ld: 2.20 ± 0.63 cm. SPH (3.2%), ELL (25.8%), DISC (71%).

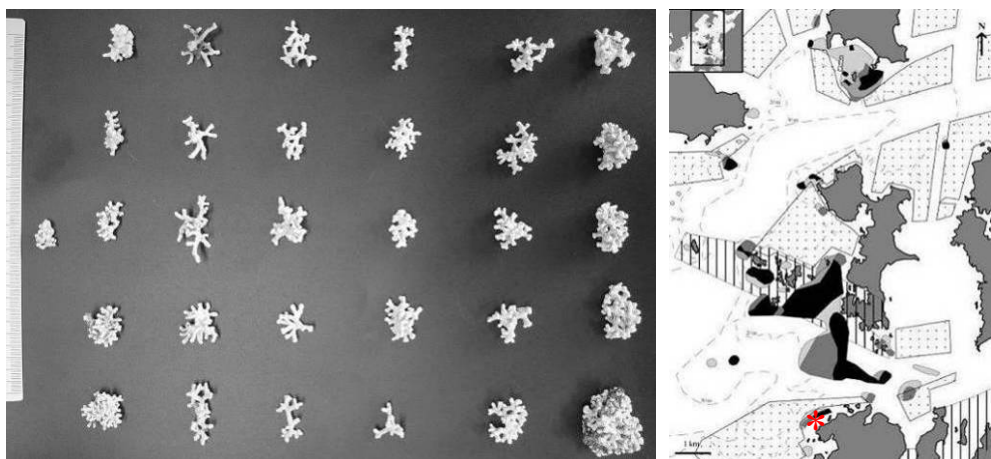


Islote Corveiro (-7 m). Ld: 1.98 ± 0.27 cm. SPH (64.5%), ELL (9.7%), DISC (25.8%).

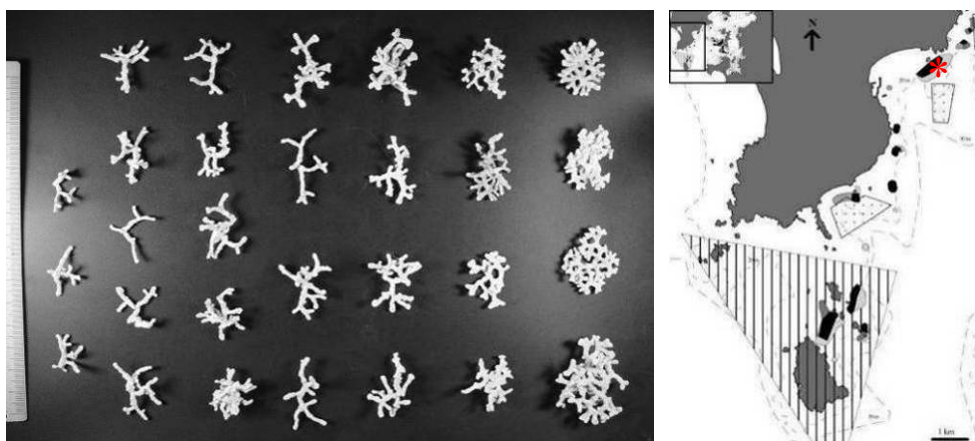
Ría de Arousa



Negreiriñas de Terra (O Grove, -7 m). Ld: 2.08 ± 0.53 cm. SPH (46.7%), ELL (30%), DISC (23.3%).

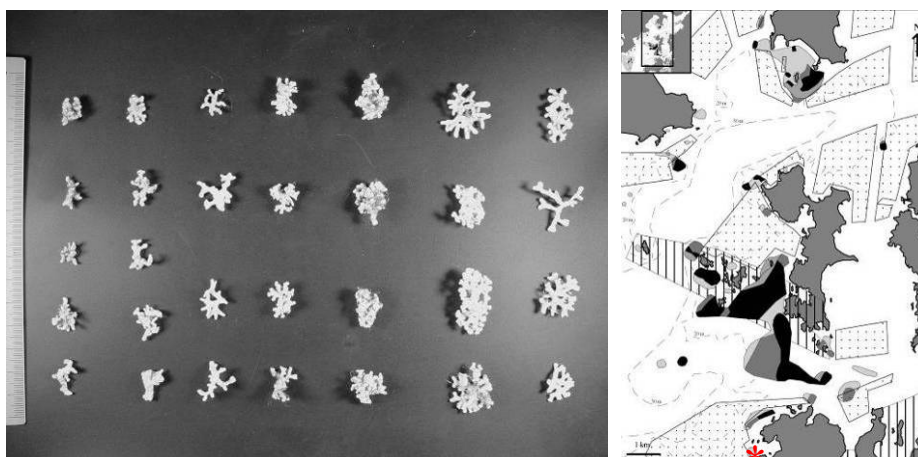


Negreiriñas de Terra (O Grove, -8 m). Ld: 1.85 ± 0.35 cm. SPH (51.6%), ELL (25.8%), DISC (22.6%).

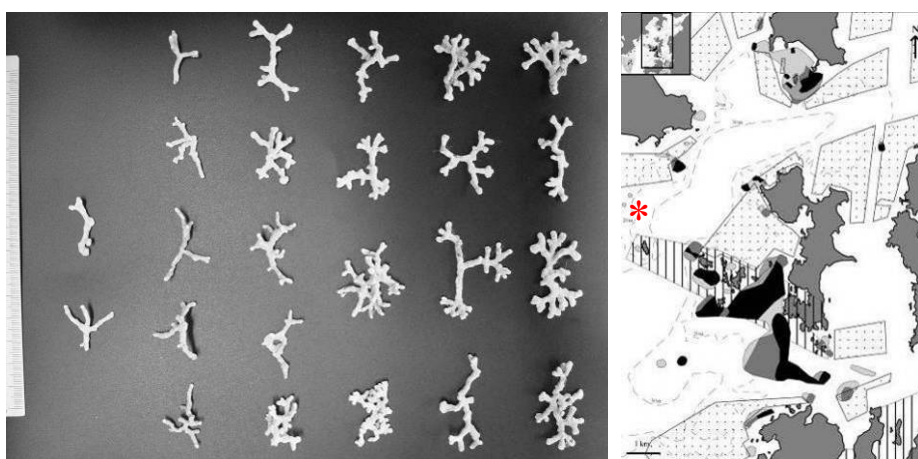


Islote Coroso (-8 m). Ld: 2.64 ± 0.50 cm. SPH (3.2%), ELL (29%), DISC (67.8%).

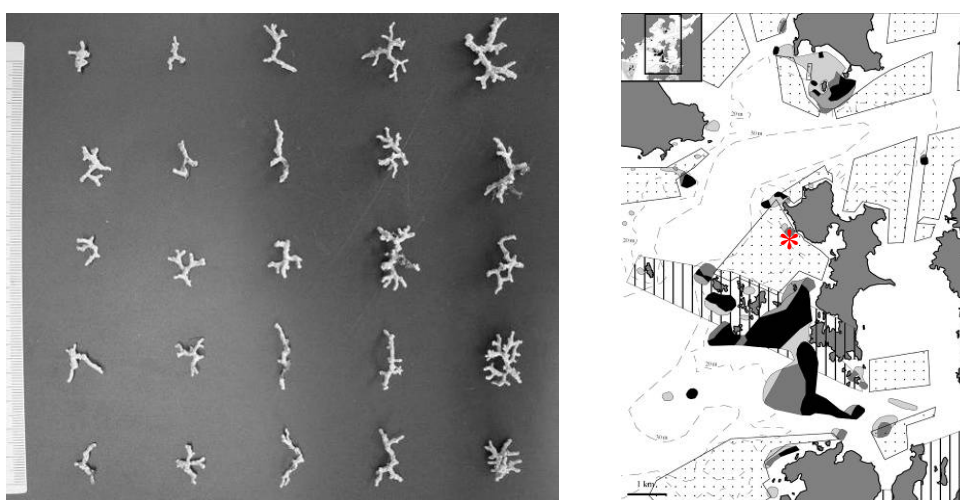
Ría de Arousa



Punta Moreira (O Grove, -8 m). Ld: 1.70 ± 0.43 cm. SPH (13.3%), ELL (30%), DISC (56.7%).

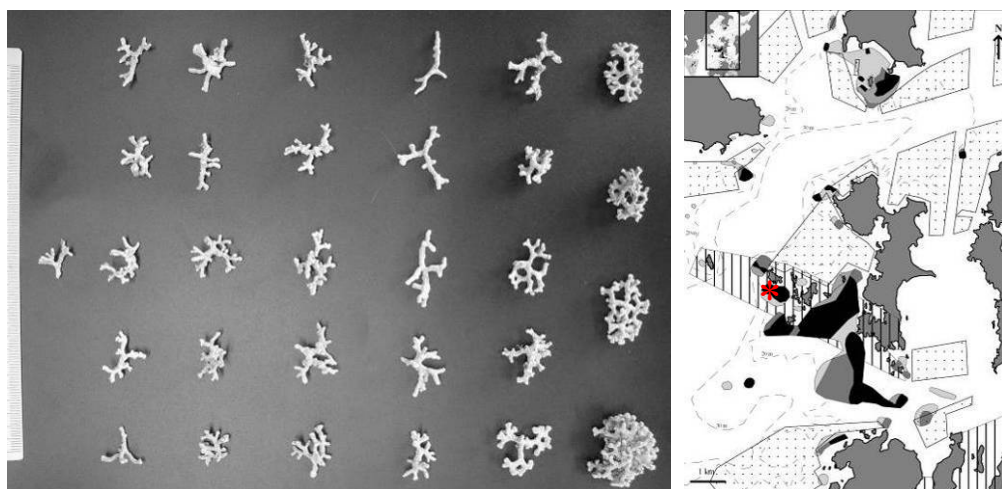


Pedras Lobeiras Grandes (-8 m). Ld: 2.95 ± 0.64 cm. SPH (4.2%), ELL (33.3%), DISC (62.5%).

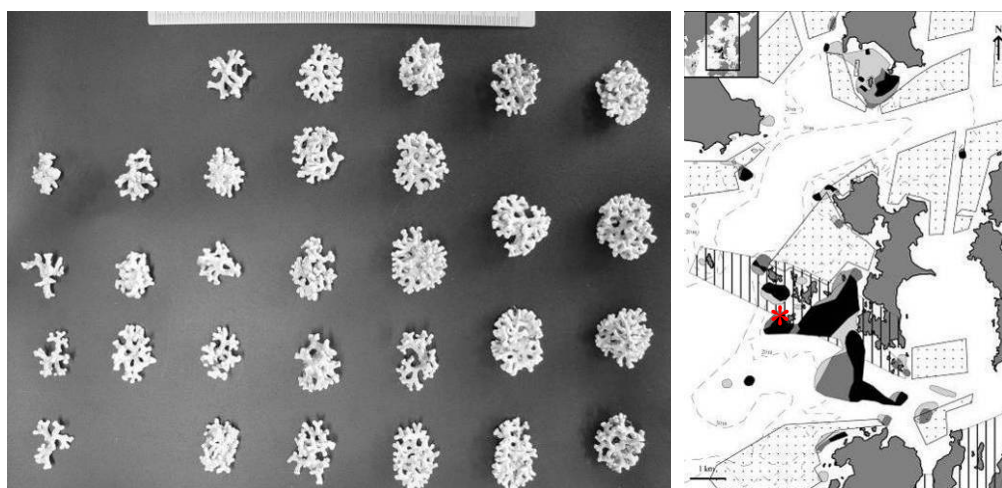


Punta Xido do Corvo (A Illa, -8 m). Ld: 1.74 ± 0.39 cm. SPH (36%), ELL (20%), DISC (44%).

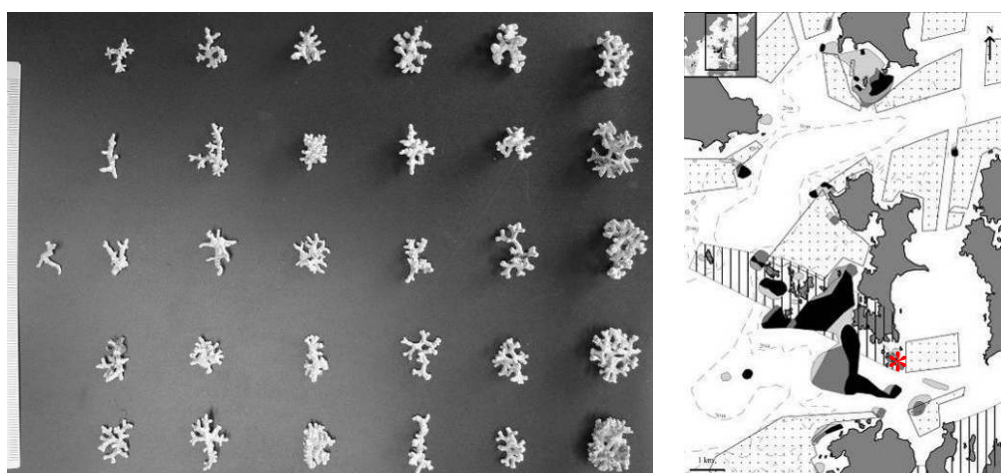
Ría de Arousa



Islote Xidoiro Pedregoso (-8 m). Ld: 2.07 ± 0.42 cm. SPH (41.9%), ELL (19.4%), DISC (38.7%).

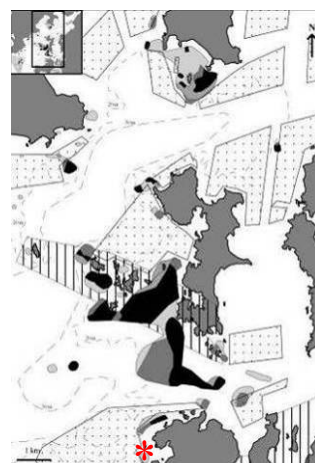
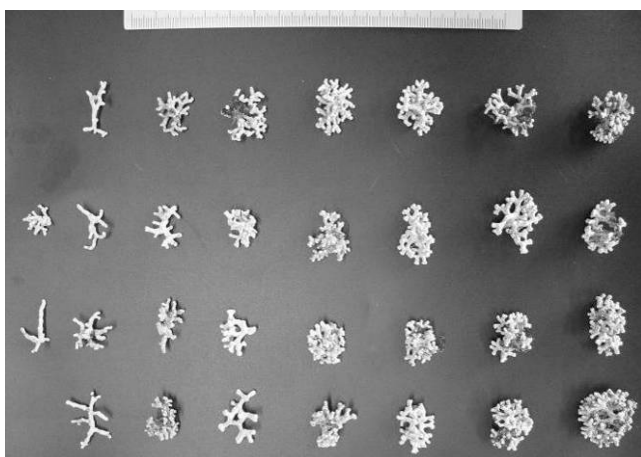


Faro La Loba-islote Corveiro (-9 m). Ld: 2.27 ± 0.31 cm. SPH (48.4%), ELL (9.7%), DISC (41.9%).

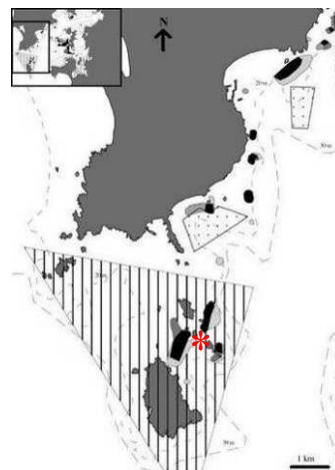
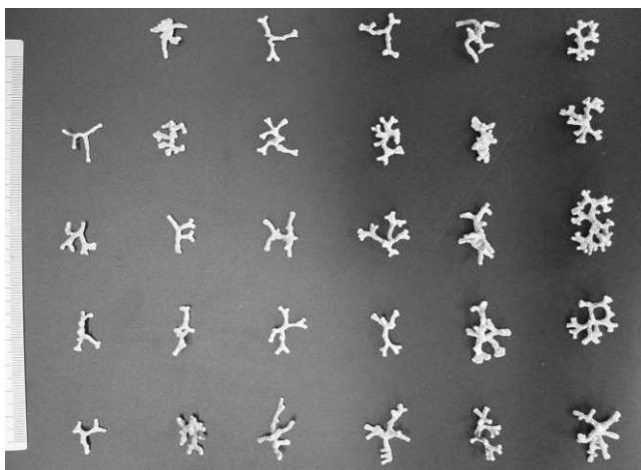


Islote Galiñeiro (A Illa, -9 m). Ld: 1.78 ± 0.31 cm. SPH (16.1%), ELL (25.8%), DISC (58.1%).

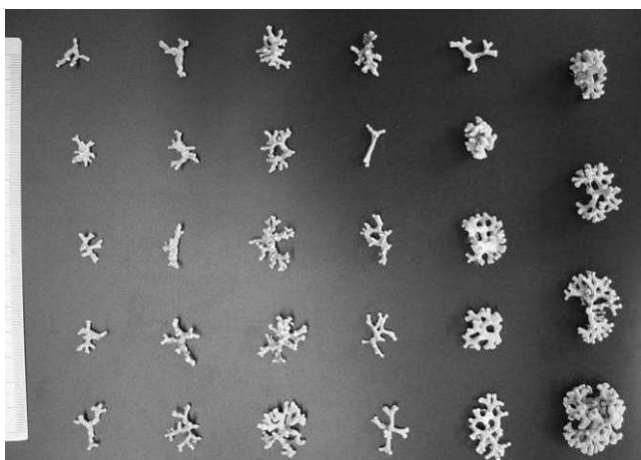
Ría de Arousa



Bajo Cuberto de Sinal de Afuera (O Grove, -10 m). Ld: 2 ± 0.32 cm. SPH (54.8%), ELL (19.4%), DISC (25.8%).

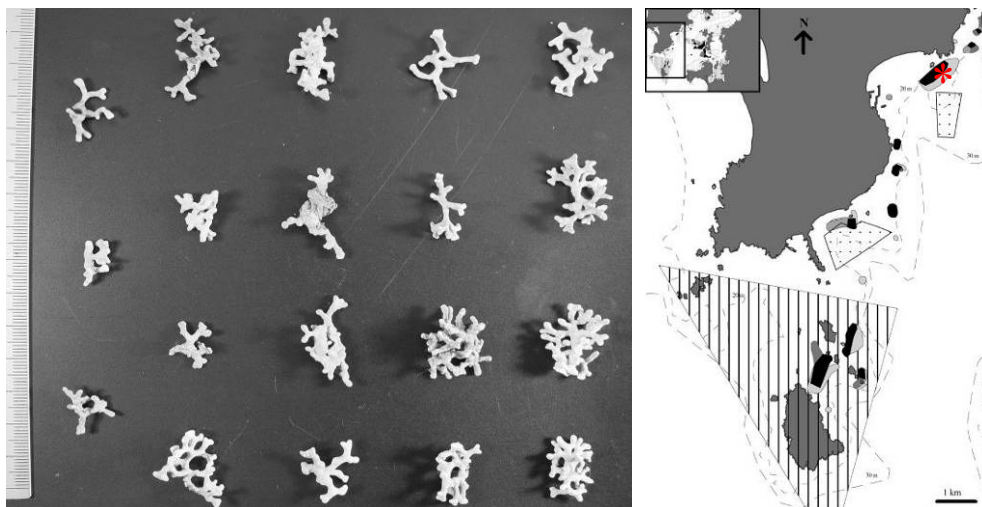


Isla Noro (Archipiélago de Sálvora, -10 m). Ld: 1.80 ± 0.36 cm. SPH (16.7%), ELL (40%), DISC (43.3%).

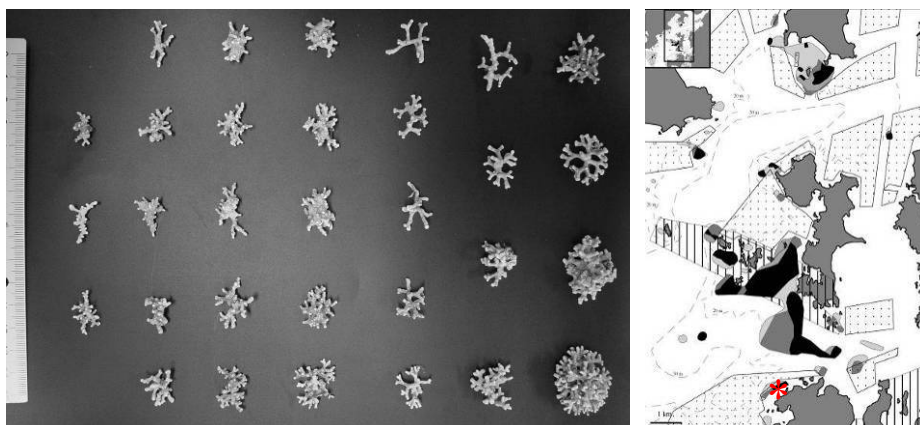


A Illa de Arousa suroeste (-10 m). Ld: 1.84 ± 0.41 cm. SPH (60%), ELL (13.3%), DISC (26.7%).

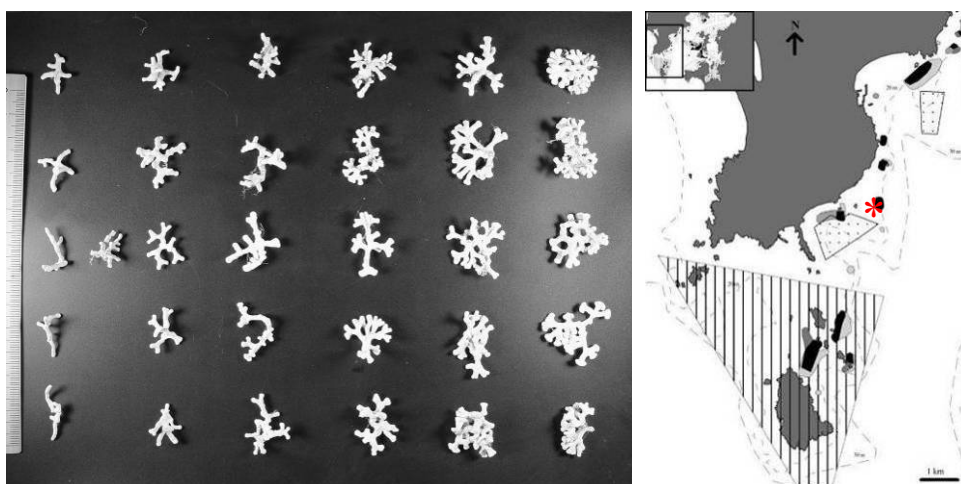
Ría de Arousa



Islote Coroso (-11 m). Ld: 2.06 ± 0.38 cm. ELL (23.5%), DISC (76.5%).

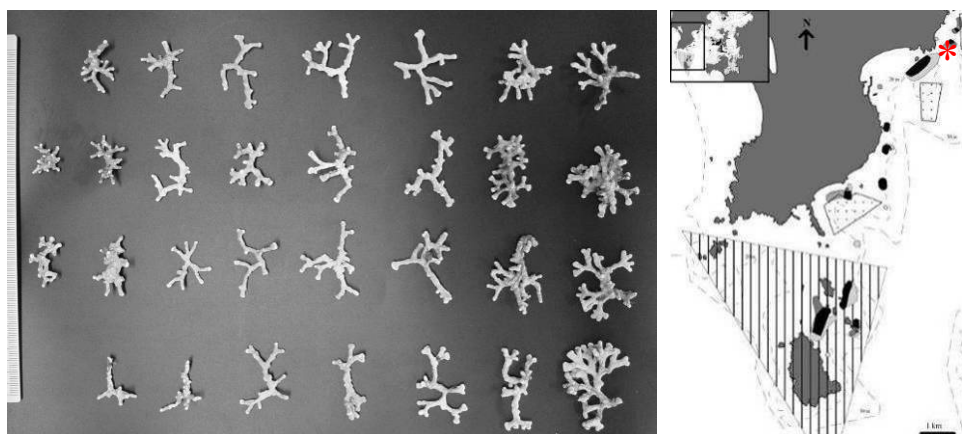


Negreiriñas de Terra (O Grove, -11 m). Ld: 1.86 ± 0.35 cm. SPH (45.2%), ELL (22.5%), DISC (32.3%).

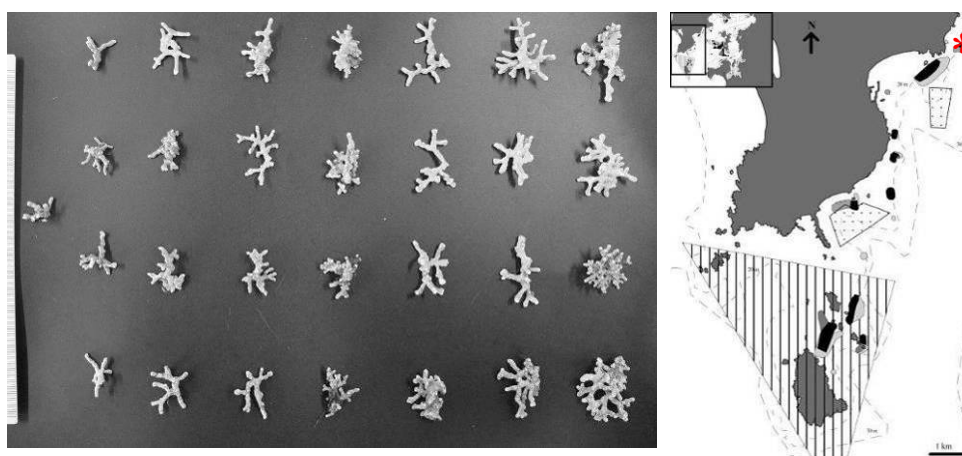


Piedra Bermellón (-11 m). Ld: 2.24 ± 0.37 cm. SPH (12.9%), ELL (12.9%), DISC (74.2%).

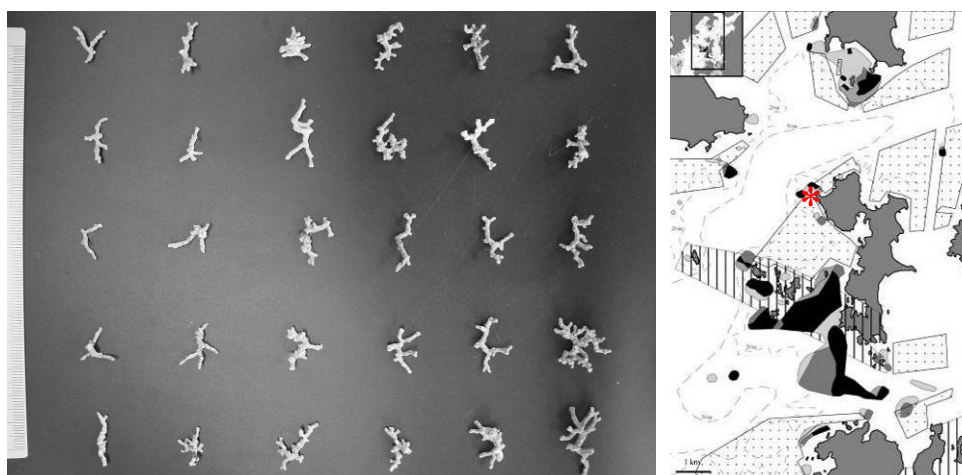
Ría de Arousa



Insuela (-11 m). Ld: 2.81 ± 0.55 cm. SPH (6.7%), ELL (23.3%), DISC (70%).

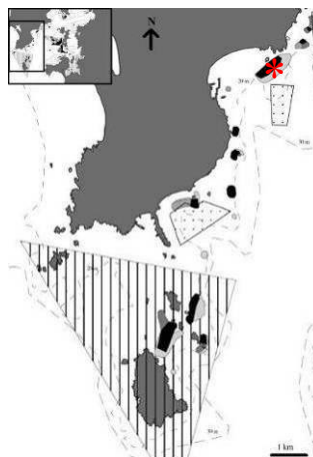
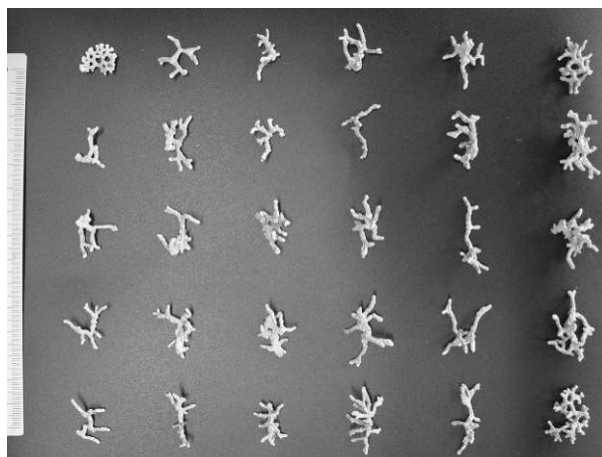


Ensenada de Palmeira (-12 m). Ld: 2.26 ± 0.44 cm. SPH (16.7%), ELL (30%), DISC (53.3%).

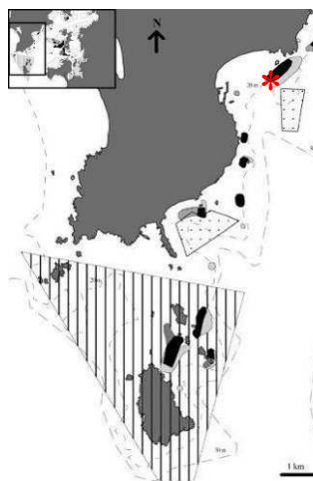
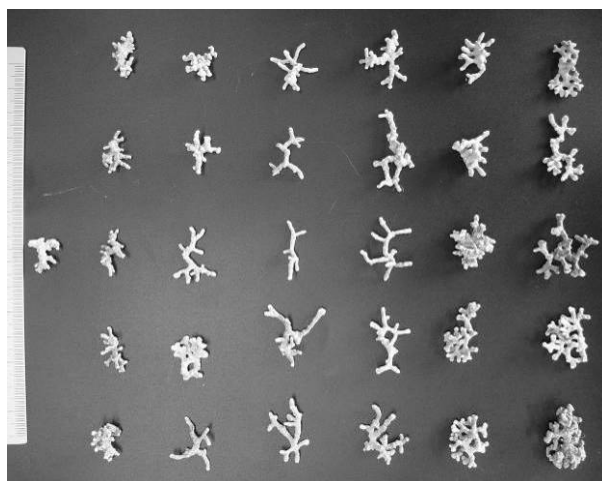


Golfeiras de Barbafeita (A Illa, -12 m). Ld: 1.77 ± 0.36 cm. SPH (10%), ELL (30%), DISC (60%).

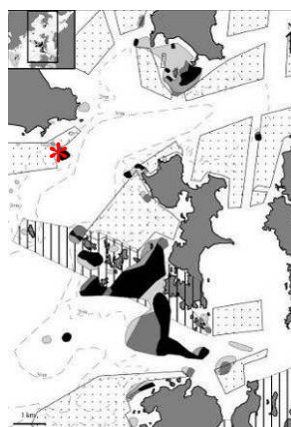
Ría de Arousa



Islote Coroso (-13 m). Ld: 2.21 ± 0.50 cm. SPH (16.7%), ELL (33.3%), DISC (50%).

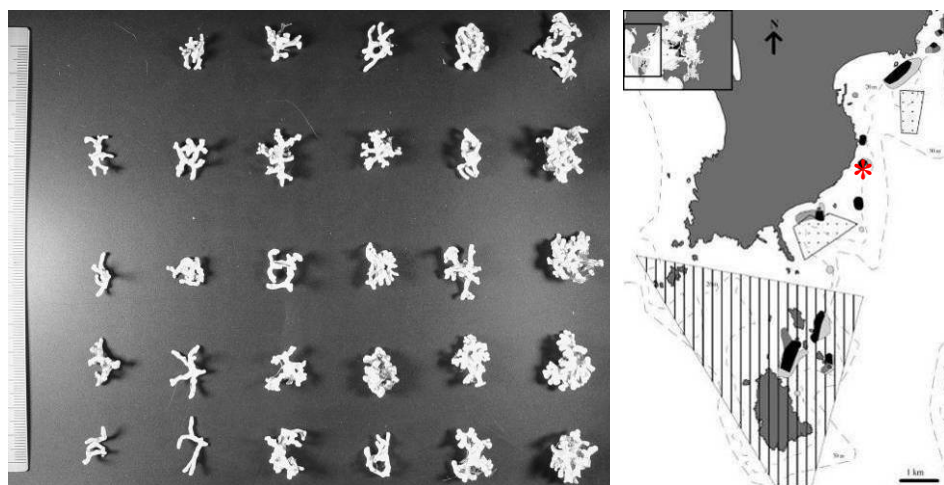


Islote Coroso suroeste (-13 m). Ld: 2.20 ± 0.48 cm. SPH (35.5%), ELL (29%), DISC (35.5%).

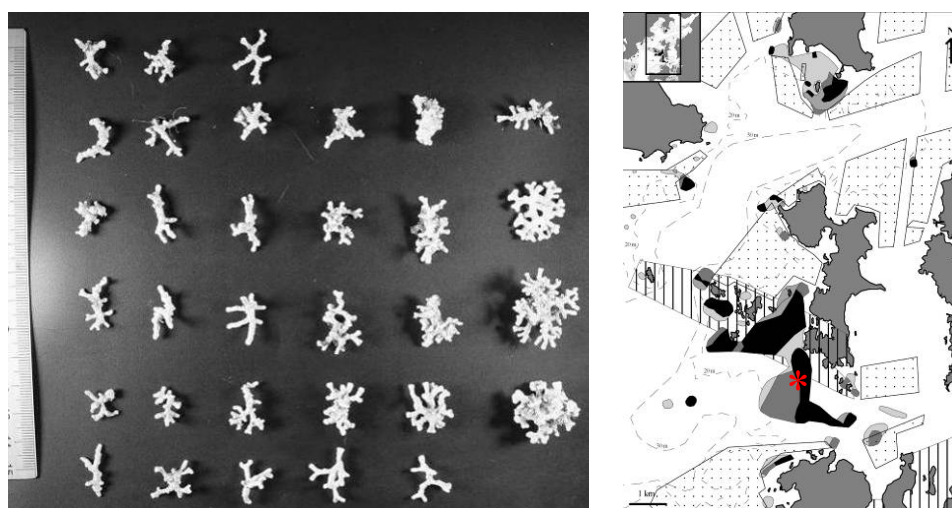


Sinal del Maño (-13 m). Ld: 2.83 ± 0.43 cm. ELL (35.5%), DISC (64.5%).

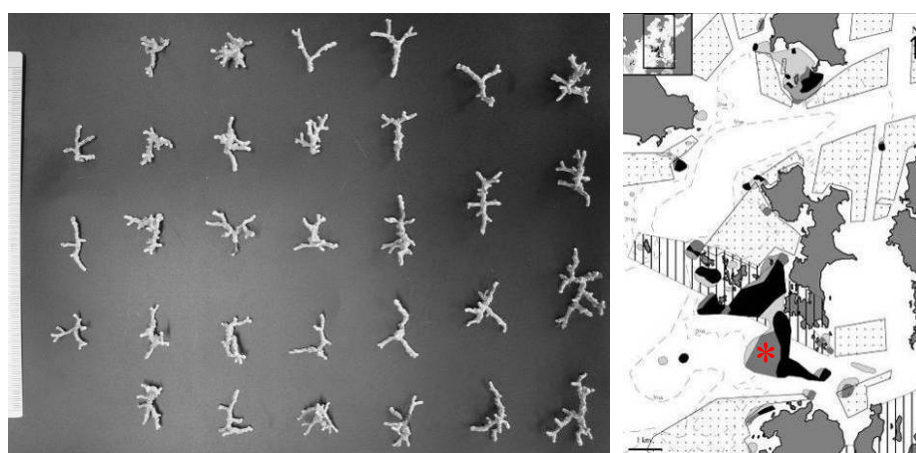
Ría de Arousa



Airó Chico (-13 m). Ld: 1.66 ± 0.22 cm. SPH (41.9%), ELL (25.8%), DISC (32.3%).

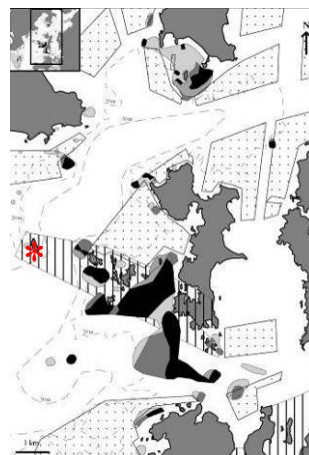
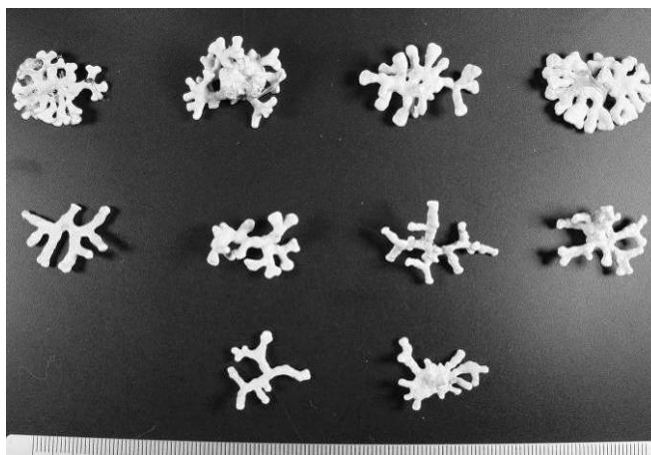


A Illa de Arousa sur (-13 m). Ld: 1.81 ± 0.17 cm. SPH (40.6%), ELL (15.6%), DISC (43.8%).

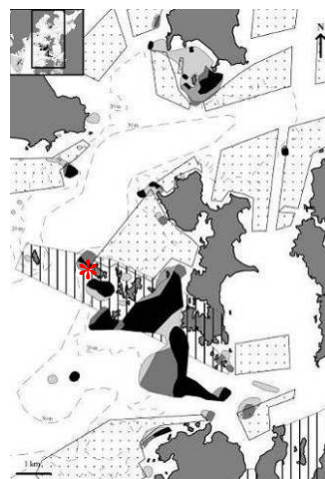
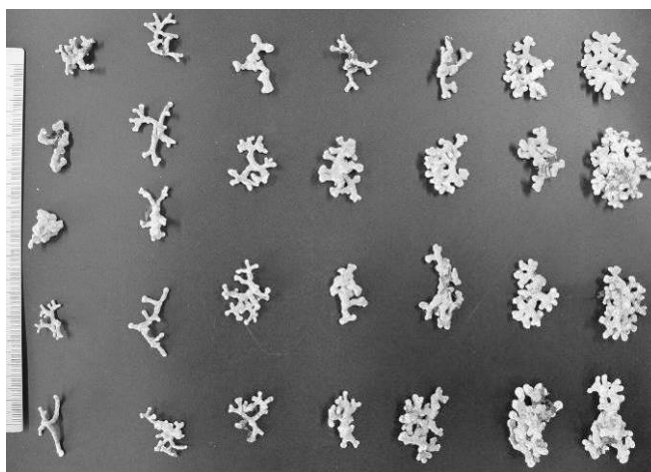


A Illa de Arousa suroeste (-13 m). Ld: 2.19 ± 0.46 cm. SPH (48.4%), ELL (22.6%), DISC (29%).

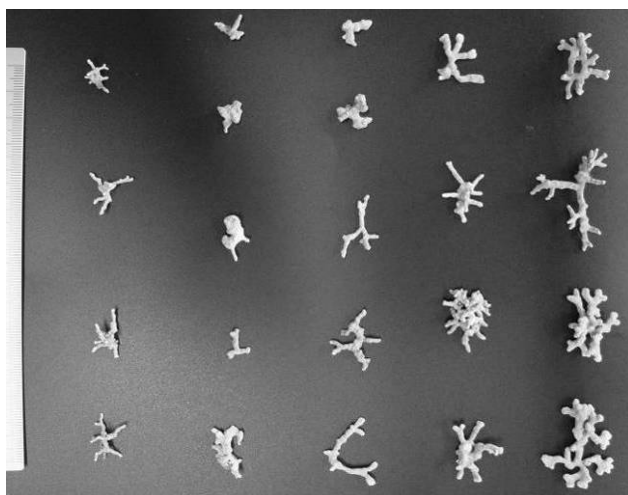
Ría de Arousa



Isla Rúa (-13 m). Ld: 2.39 ± 0.32 cm. SPH (9.1%), DISC (90.9%).

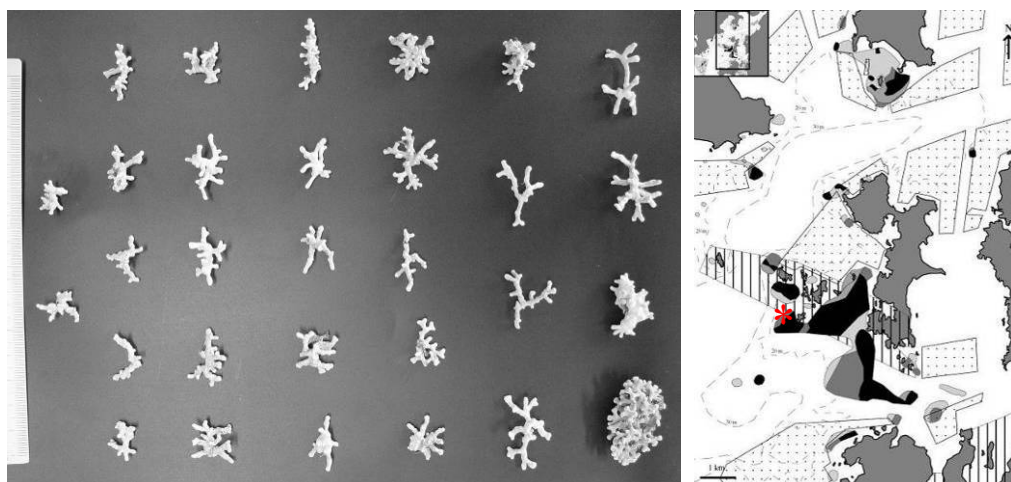


Faro Piedra Seca (-14 m). Ld: 2.52 ± 0.46 cm. ELL (40%), DISC (60%).

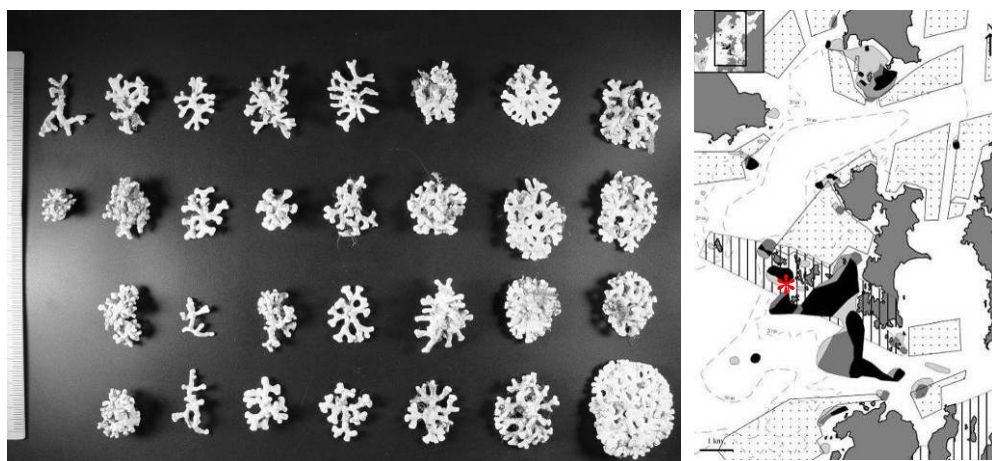


Islote Xidoiro Pedregoso (-14 m). Ld: 2.03 ± 0.77 cm. SPH (22.7%), ELL (31.8%), DISC (45.5%).

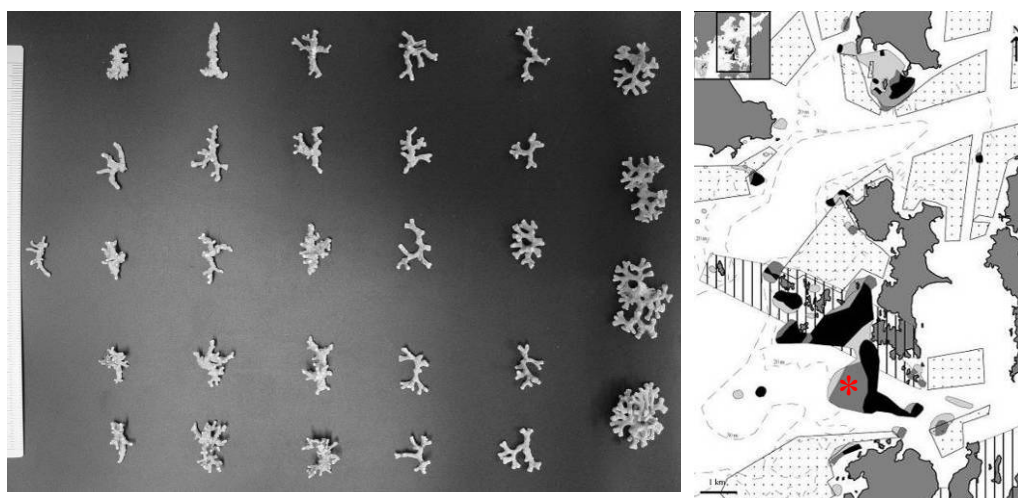
Ría de Arousa



Faro La Loba (A Illa, -15 m). Ld: 2.13 ± 0.44 cm. SPH (35.5%), ELL (32.2%), DISC (32.3%).

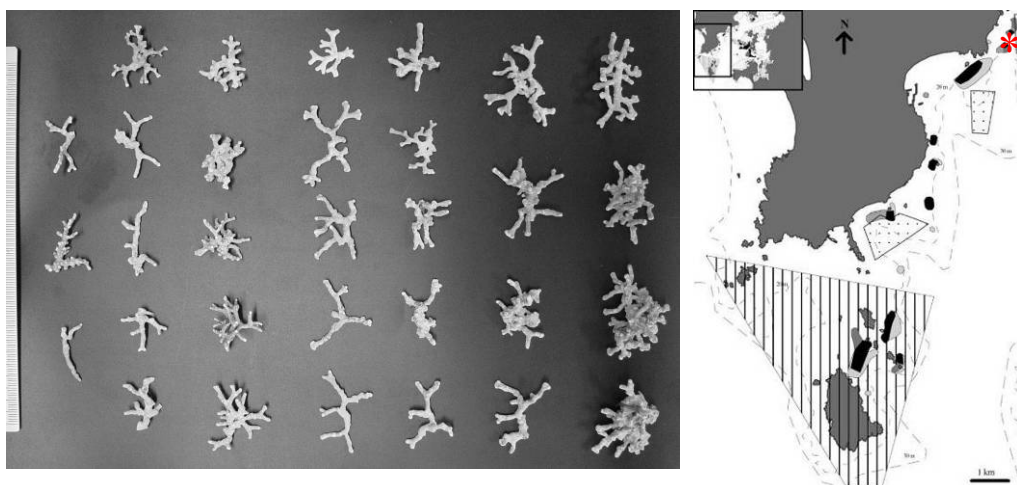


Islote Corveiro (A Illa, -15 m). Ld: 2.54 ± 0.50 cm. SPH (20%), ELL (10%), DISC (70%).

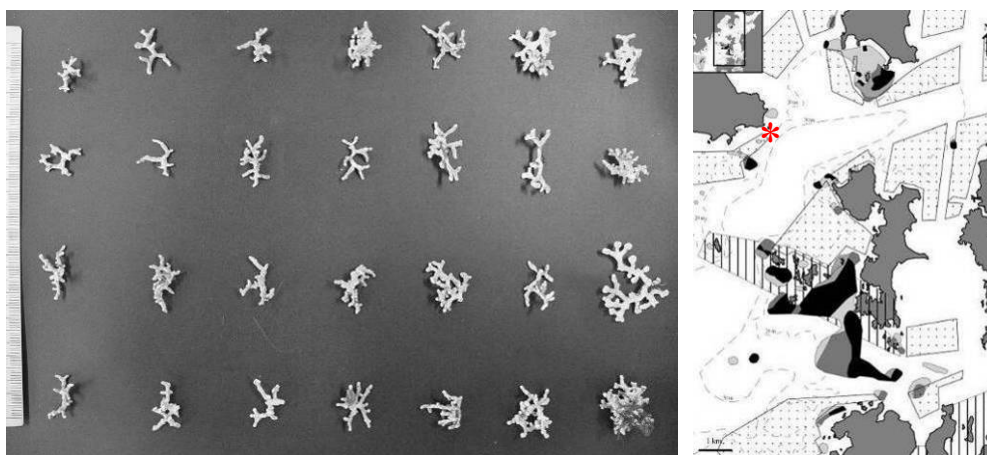


A Illa de Arousa suroeste (-15 m). Ld: 1.83 ± 0.38 cm. SPH (19.4%), ELL (38.7%), DISC (41.9%).

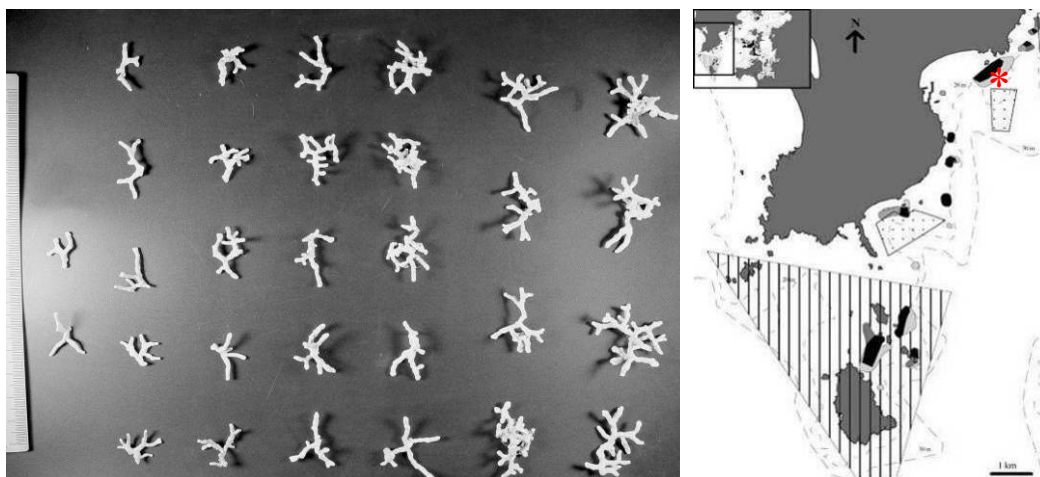
Ría de Arousa



Ensenada de Palmeira (-15 m). Ld: 2.79 ± 0.60 cm. SPH (6.5%), ELL (22.5%), DISC (71%).

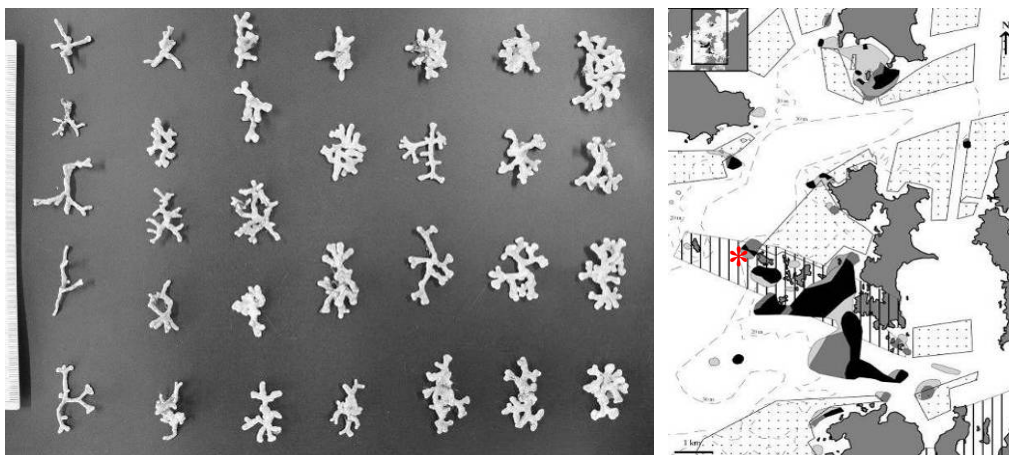


Punta Cabío (-18 m). Ld: 1.91 ± 0.38 cm. SPH (10%), ELL (33.3%), DISC (56.7%).

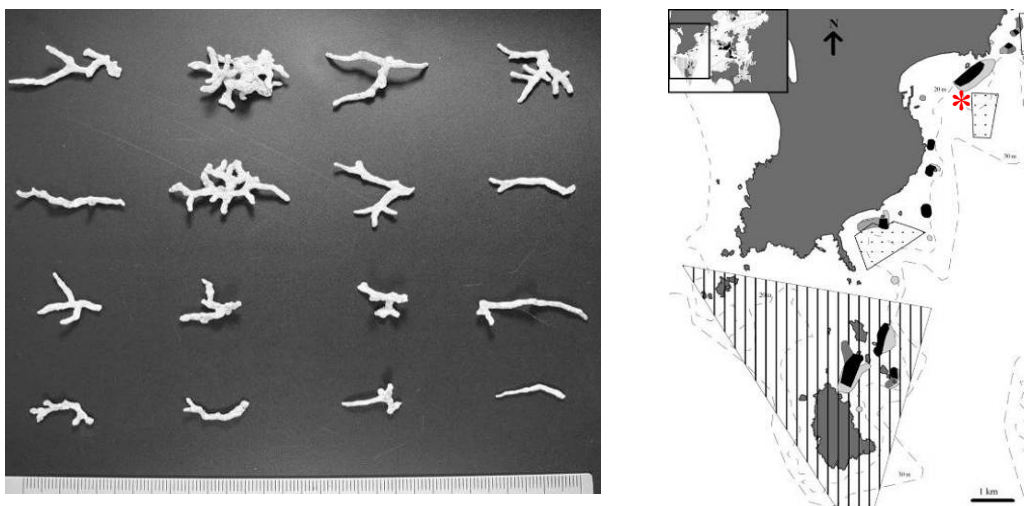


Islote Coroso (-18 m). Ld: 2.78 ± 0.52 cm. SPH (25.8%), ELL (22.6%), DISC (51.6%).

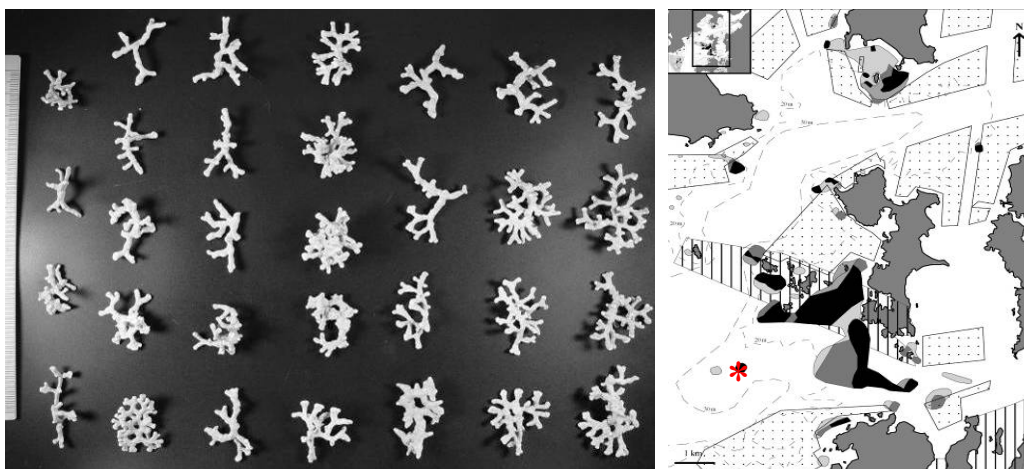
Ría de Arousa



Faro Piedra Seca (-20 m). Ld: 2.60 ± 0.40 cm. ELL (36.7%), DISC (63.3%).

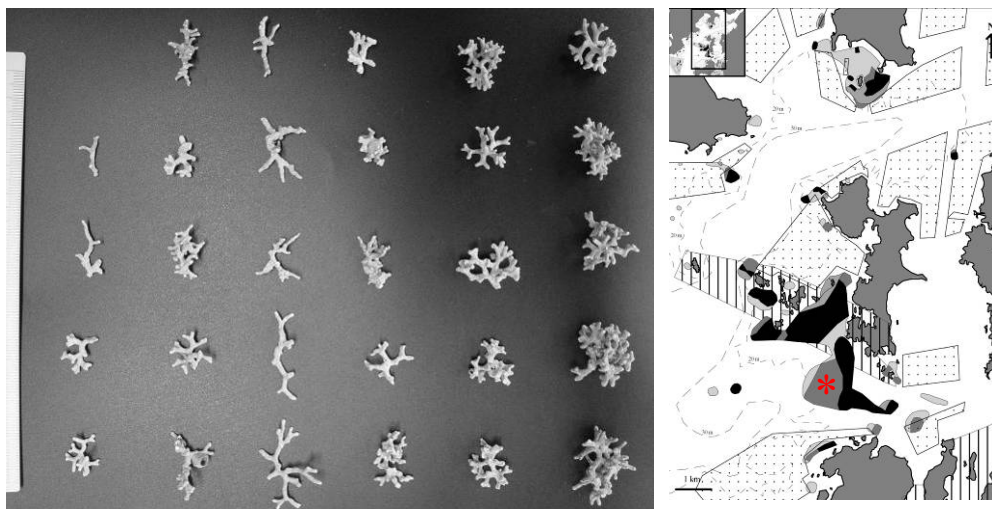


Ensenada de Sta. Uxía de Ribeira (-22 m). Ld: 2.27 ± 0.59 cm. SPH (6.2%), ELL (37.5%), DISC (56.3%).

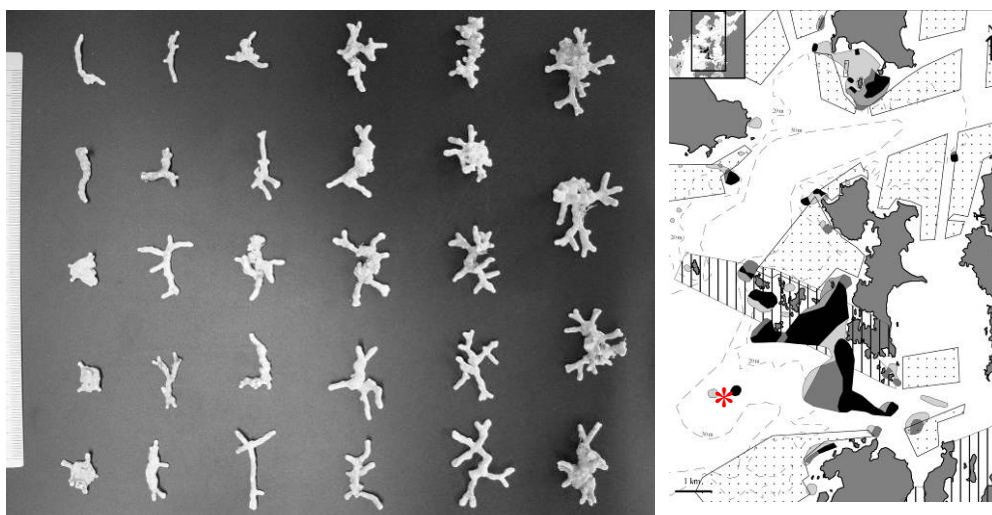


Bajo Los Mezos (-23 m). Ld: 2.95 ± 0.59 cm. ELL (35.5%), DISC (64.5%).

Ría de Arousa

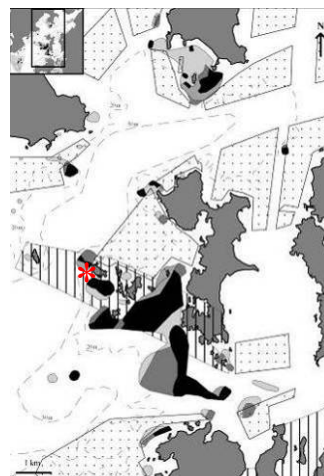
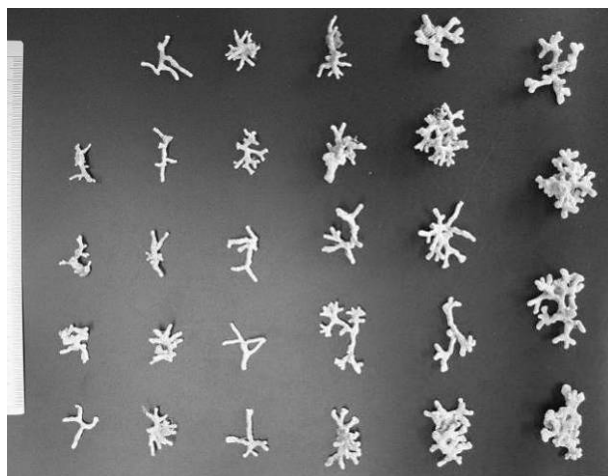


A Illa de Arousa suroeste (-24 m). Ld: 2.02 ± 0.51 cm. SPH (31%), ELL (31%), DISC (38%).

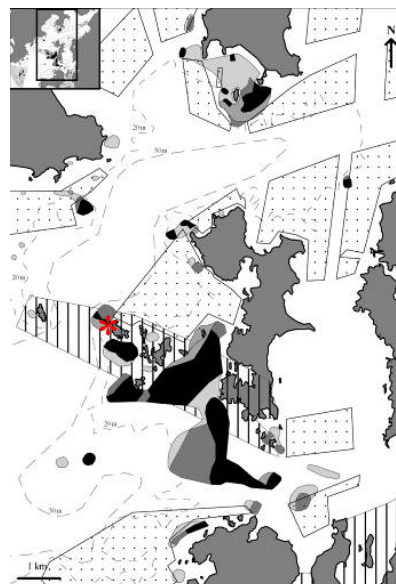
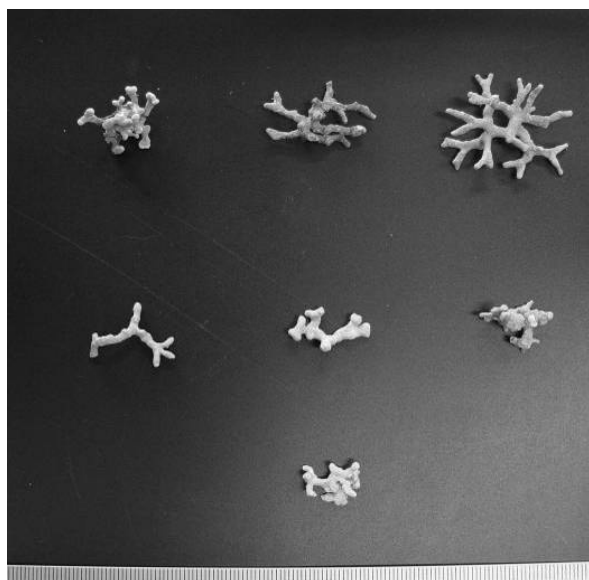


Bajo Los Mezos (-25 m). Ld: 2.37 ± 0.60 cm. SPH (13.8%), ELL (34.5%), DISC (51.7%).

Ría de Arousa

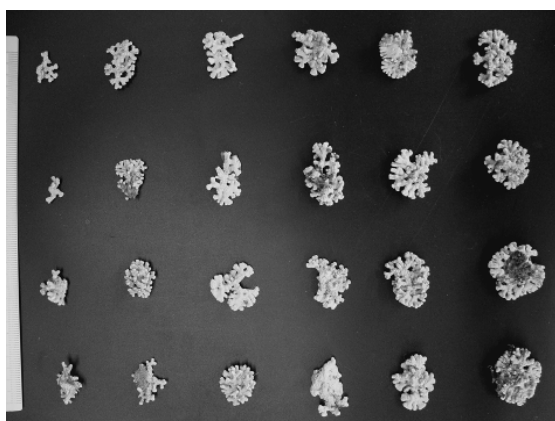


Faro Piedra Seca (-26 m). Ld: 2.31 ± 0.51 cm. SPH (3.3%), ELL (26.7%), DISC (70%).

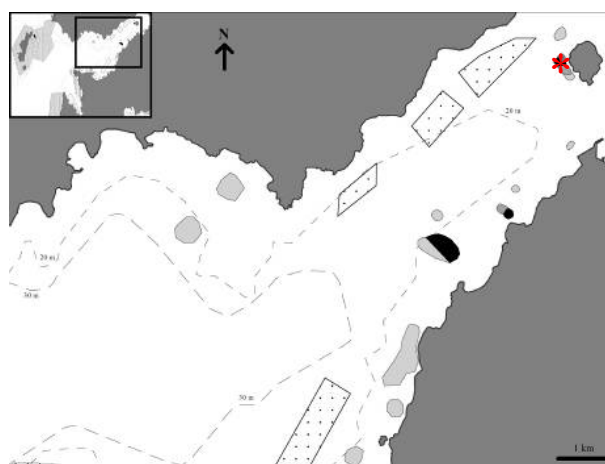
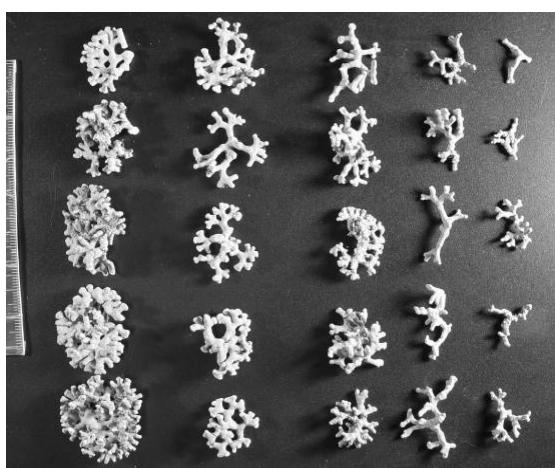


Faro Piedra Seca (-36 m). Ld: 2.09 ± 0.61 cm. SPH (28.5%), ELL (14%), DISC (57.5%).

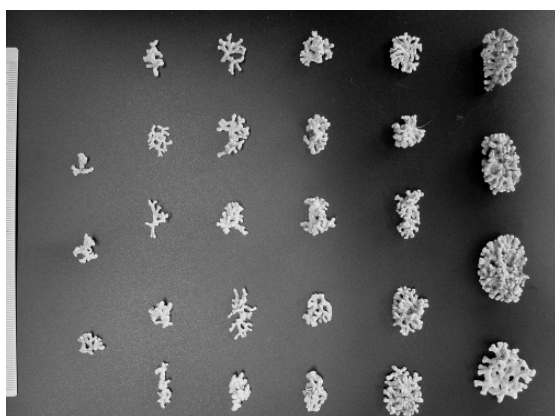
Rías de Pontevedra y Aldán



Ensenada de Bueu (-5 m). Ld: 2.0 ± 0.42 cm. SPH (10%), ELL (7.4%), DISC (82.6%).



Isla Tambo (-6 m). Ld: 1.95 ± 0.21 cm. SPH (18.8%), ELL (21.8%), DISC (59.4%).

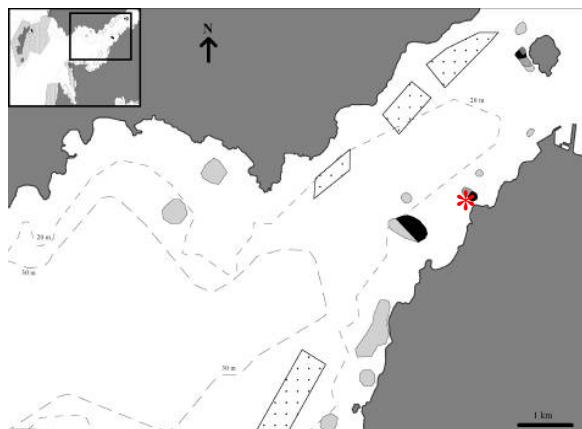
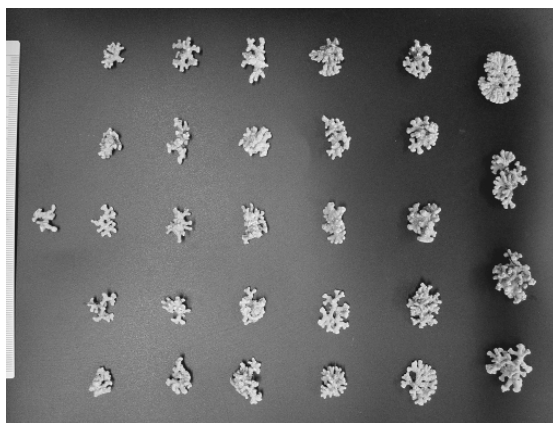


Playa de Portomaior (-7 m). Ld: 1.90 ± 0.52 cm. ELL (29.6%), DISC (70.4%).

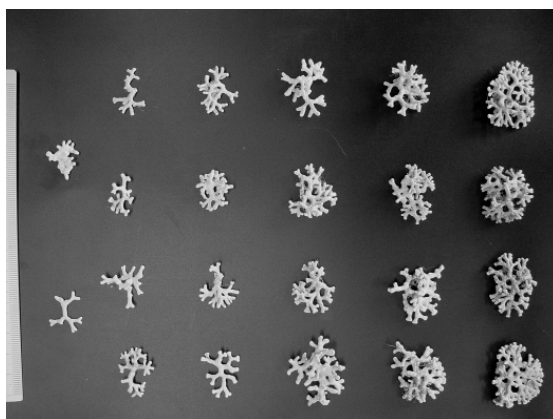
Rías de Pontevedra y Aldán



Ría de Aldán (-7 m). Ld: 1.51 ± 0.35 cm. SPH (17.6%), ELL (11.8%), DISC (70.6%).

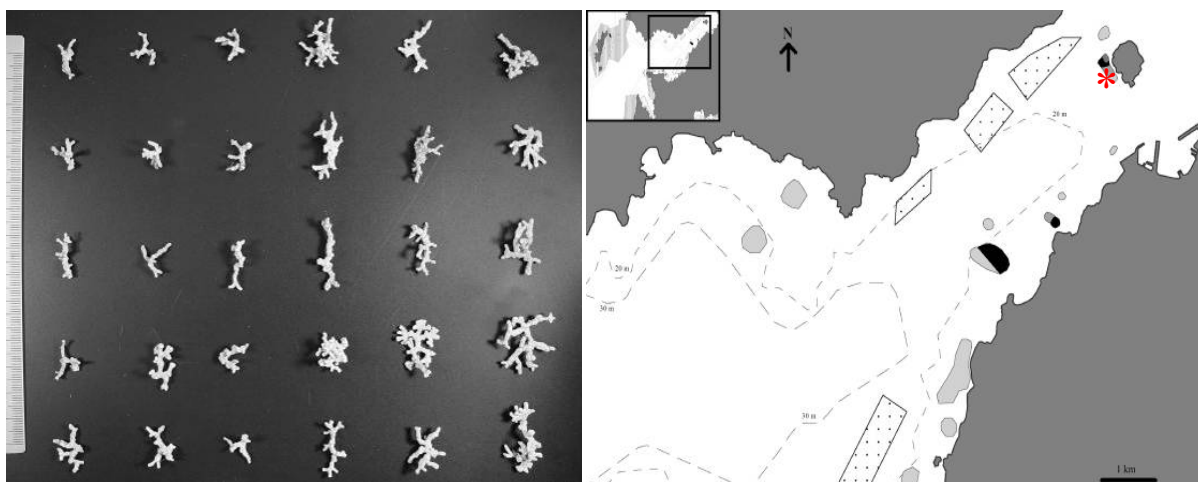


Punta Moa (-9 m). Ld: 1.88 ± 0.38 cm. SPH (35.5%), ELL (25.8%), DISC (38.7%).

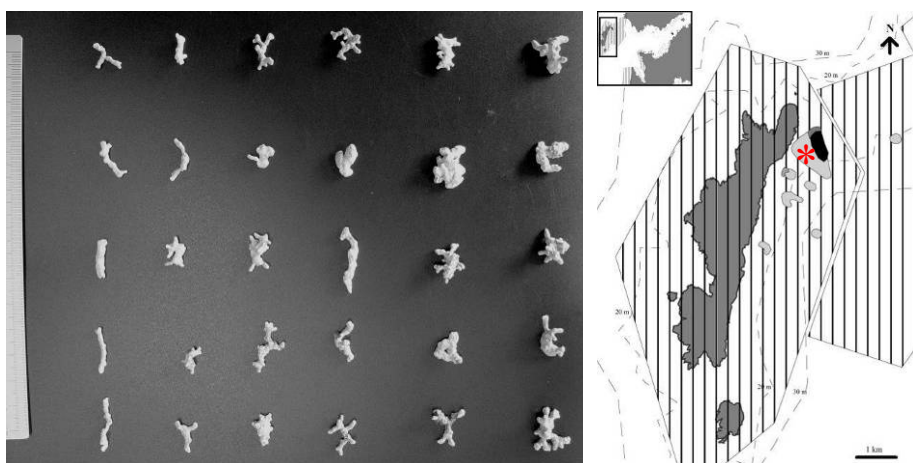


Playa de Tulla (-9 m). Ld: 2.54 ± 0.50 cm. ELL (4.3%), DISC (95.7%).

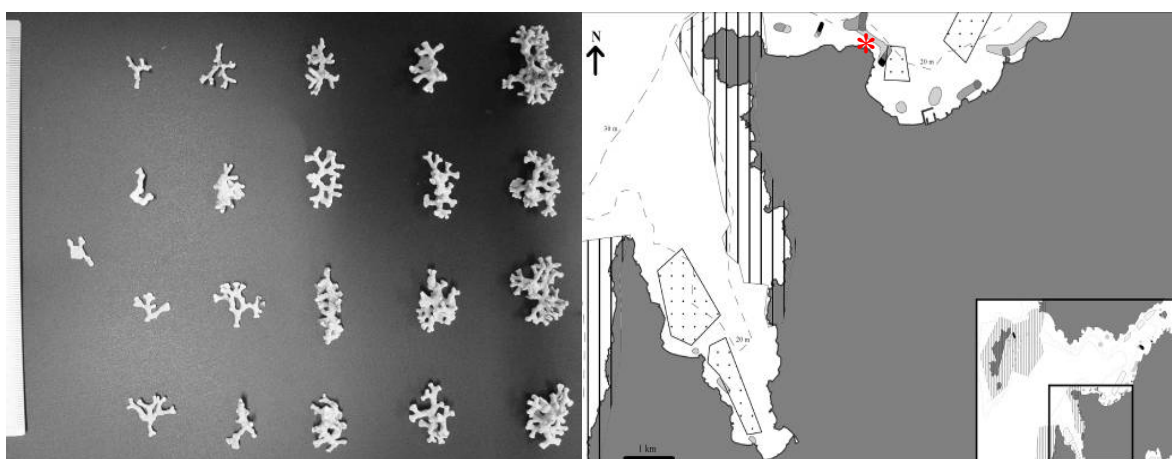
Rías de Pontevedra y Aldán



Isla Tambo (-10 m). Ld: 1.78 ± 0.46 cm. SPH (33.3), ELL (30%), DISC (36.7%).

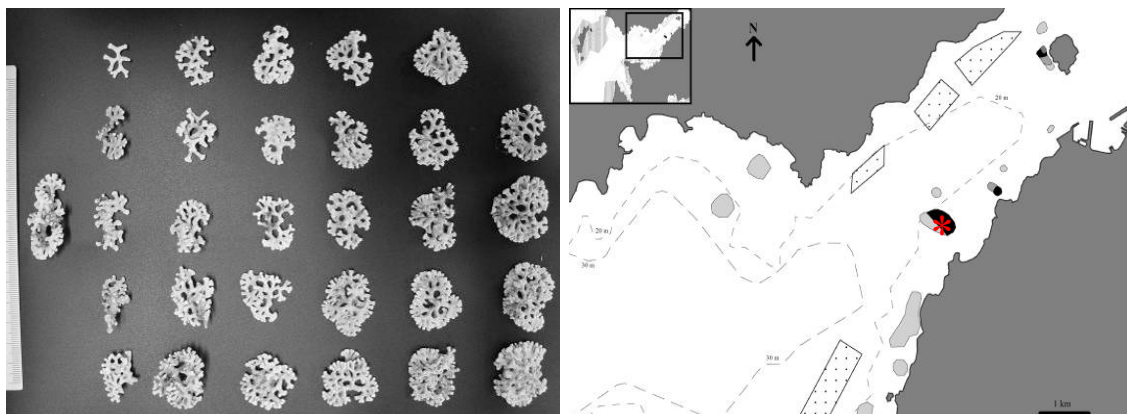


Isla Ons noreste (-10 m). Ld: 1.47 ± 0.33 cm. SPH (23.3%), ELL (36.7%), DISC (40%).

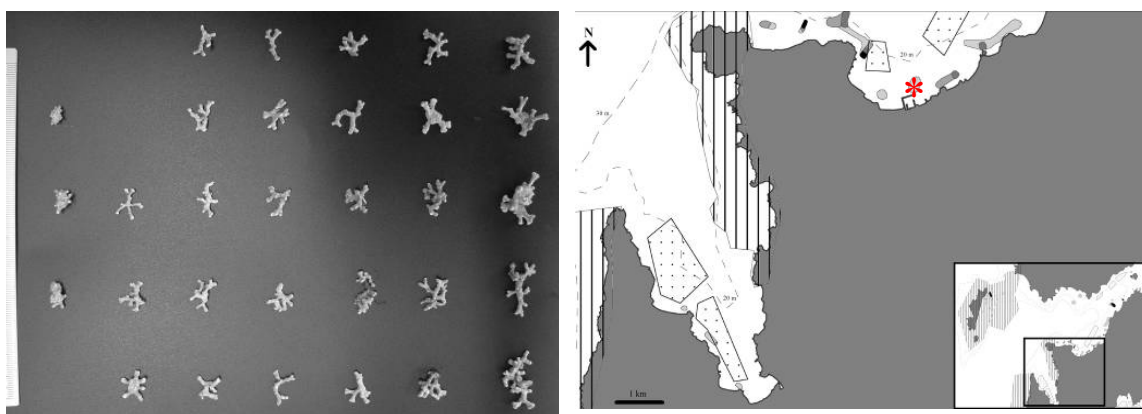


Islote Caballo de Bueu (-12 m). Ld: 2.10 ± 0.53 cm. ELL (47.6%), DISC (52.4%).

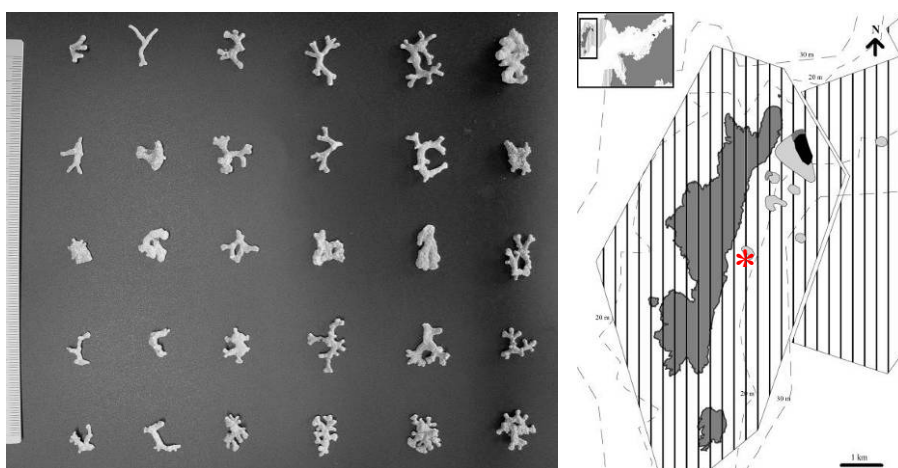
Rías de Pontevedra y Aldán



Aguate (-13 m). Ld: 2.84 ± 0.41 cm. SPH (6.6%), ELL (16.7%), DISC (76.7%).

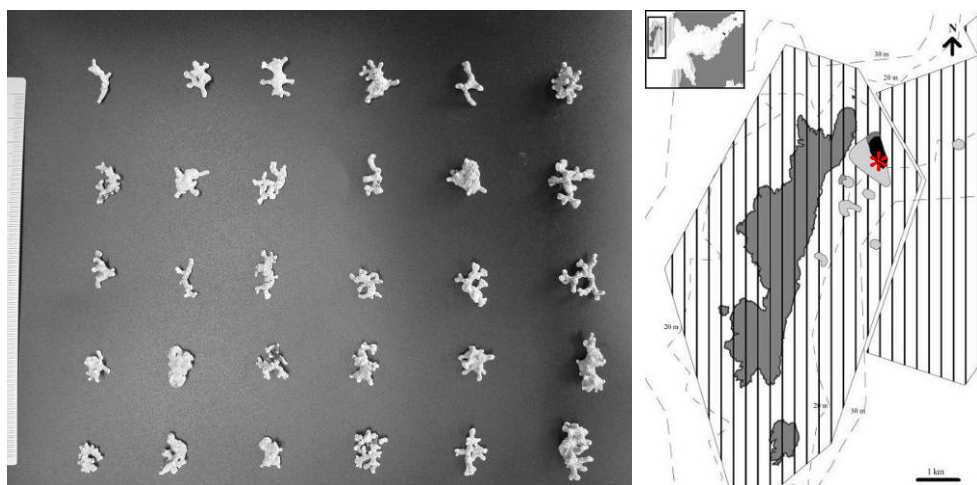


Ensenada de Bueu (-13 m). Ld: 1.50 ± 0.36 cm. SPH (9.7%), ELL (29%), DISC (61.3%).

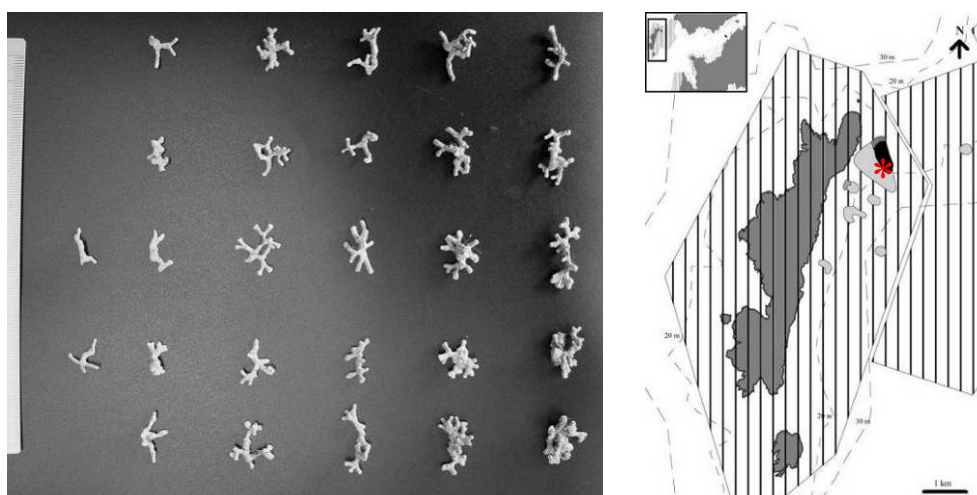


Isla Ons este (-13 m). Ld: 1.54 ± 0.34 cm. ELL (10%), DISC (90%).

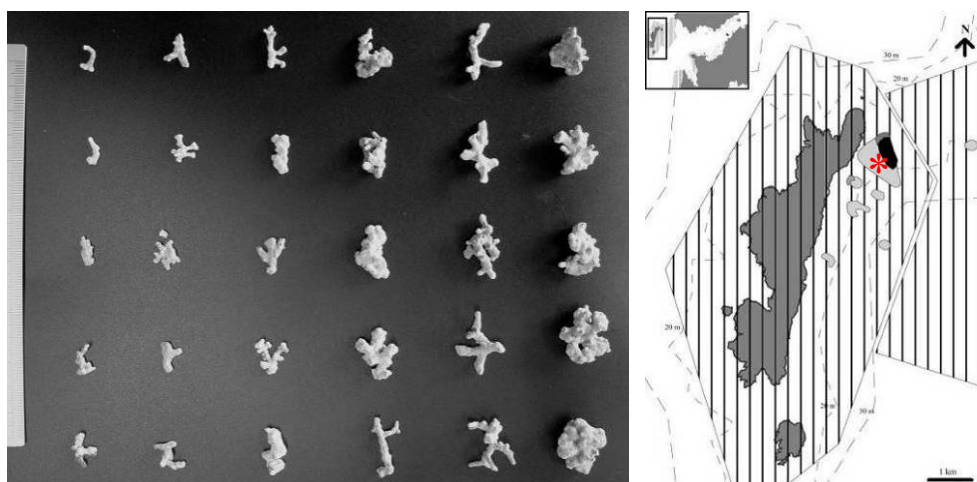
Rías de Pontevedra y Aldán



Isla Ons noreste (-13 m) Ld: 1.68 ± 0.27 cm. SPH (13.3%), ELL (43.3%), DISC (43.4%).

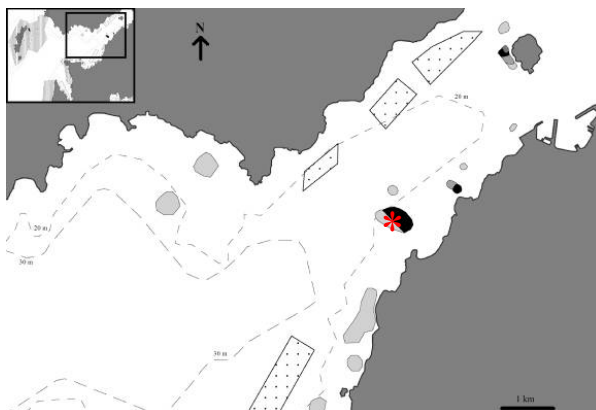
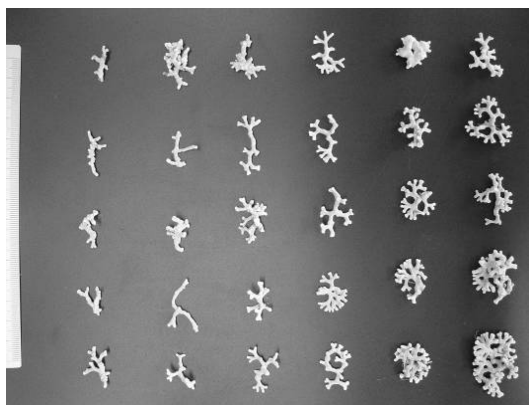


Isla Ons noreste (-14 m). Ld: 1.76 ± 0.38 cm. SPH (7.4%), ELL (44.4%), DISC (48.2%).

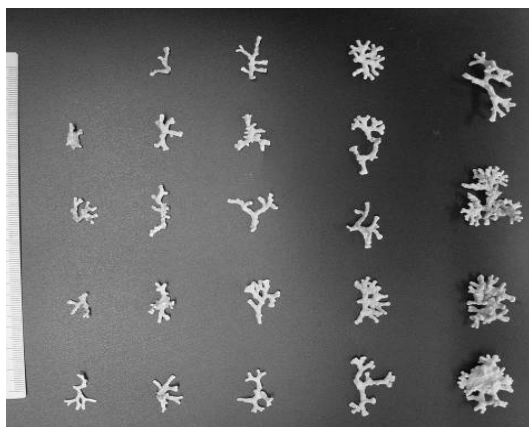


Isla Ons noreste (-15 m). Ld: 1.74 ± 0.52 cm. SPH (10%), ELL (25%), DISC (65%).

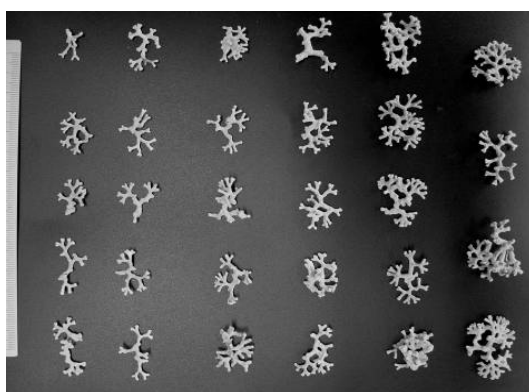
Rías de Pontevedra y Aldán



Bajo Area Alta (-15 m). Ld: 2.04 ± 0.45 cm. SPH (5.9%), ELL (23.5%), DISC (70.6%).

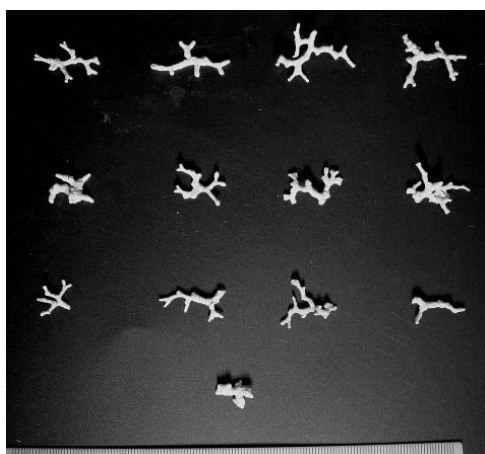


Islote Caballo de Bueu (-17 m). Ld: 2.03 ± 0.59 cm. SPH (4.3%), ELL (26.1%), DISC (69.6%).

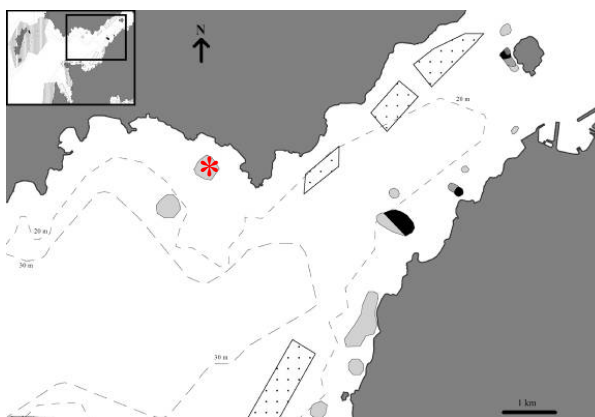


Islote Caballo de Bueu (-20 m). Ld: 2.42 ± 0.44 cm. SPH (10%), ELL (13.3%), DISC (76.7%).

Rías de Pontevedra y Aldán

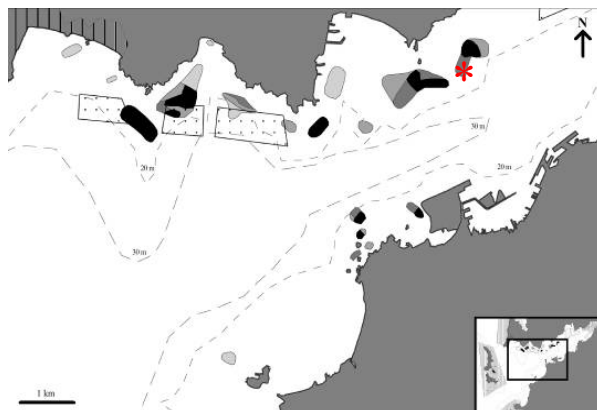
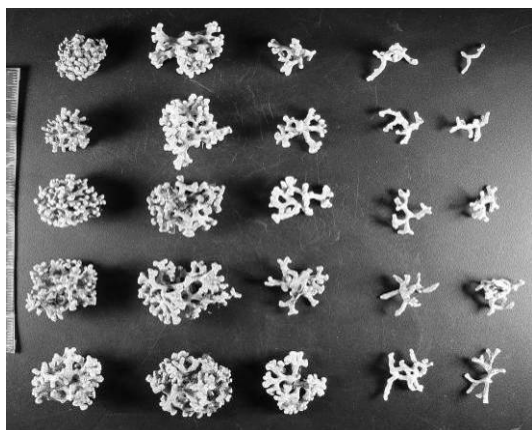


Isote Caballo de Bueu (-21 m). Ld: 1.94 ± 0.48 cm. ELL (30.8%), DISC (69.2%).

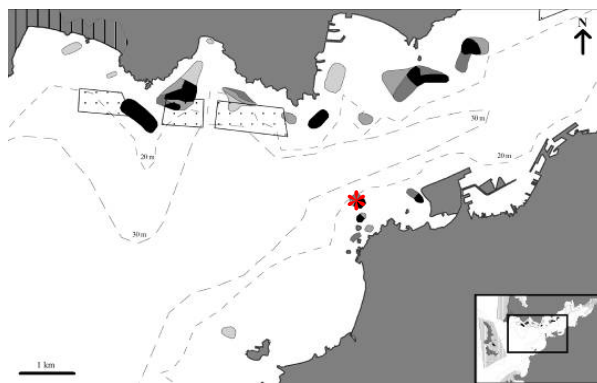
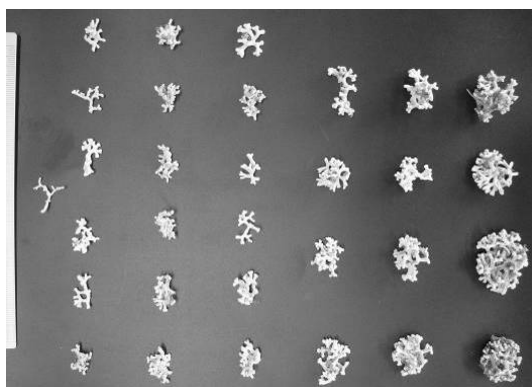


Sanxenxo (-28 m). Ld: 2.56 ± 0.61 cm. ELL (41.2%), DISC (58.8%).

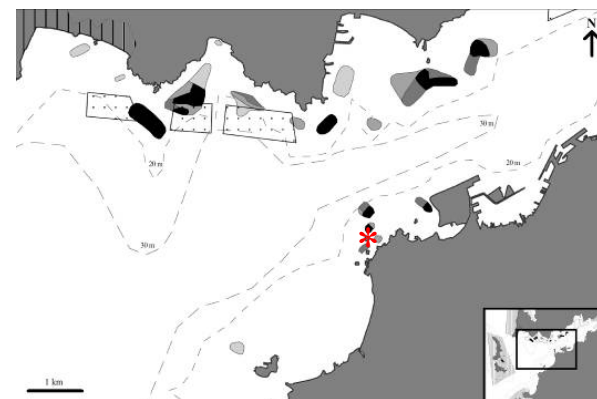
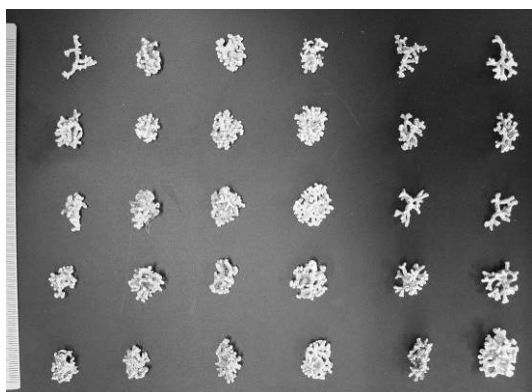
Ría de Vigo



Con de Pego (-4 m). Ld: 1.94 ± 0.90 cm. SPH (47.2%), ELL (11.1%), DISC (41.7%).

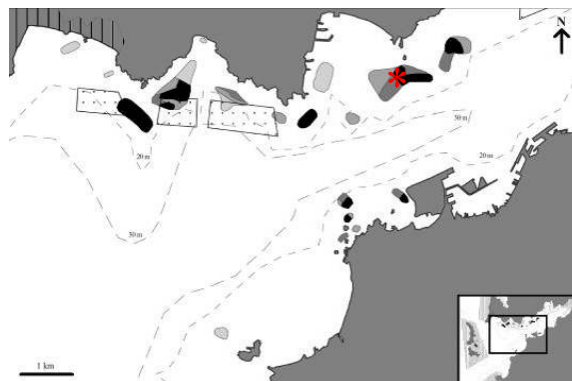
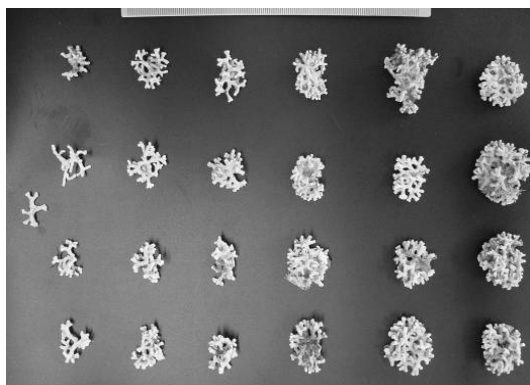


Baliza Brasileira (-5 m). Ld: 1.79 ± 0.53 cm. SPH (38.7%), ELL (22.6%), DISC (38.7%).

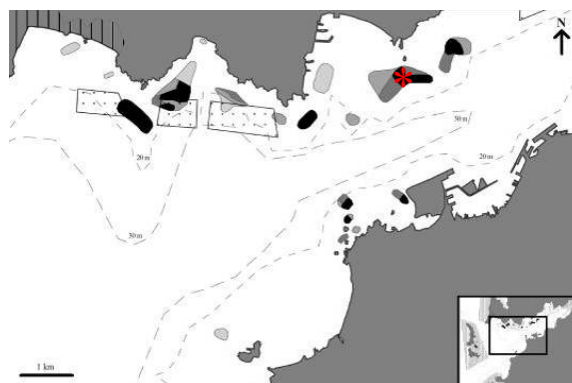
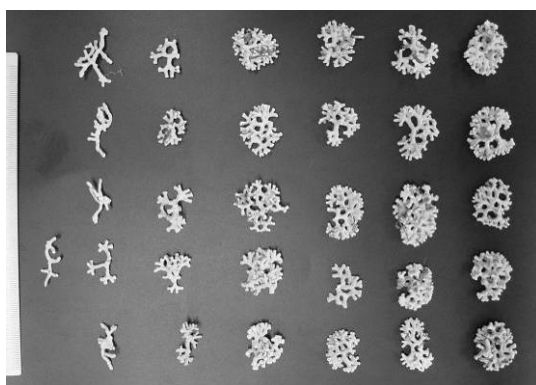


Cabo de Mar (-5 m). Ld: 1.71 ± 0.20 cm. SPH (29%), ELL (19.4%), DISC (51.6%).

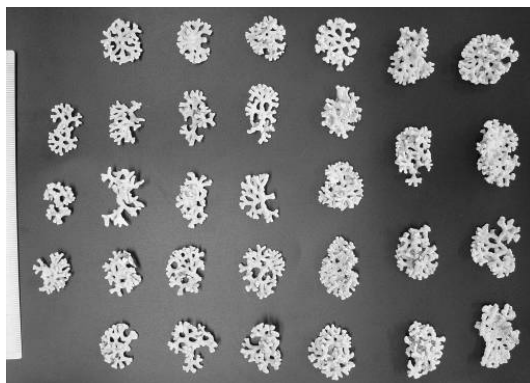
Ría de Vigo



As Rodeiras (-5 m). Ld: 2.34 ± 0.43 cm. SPH (36%), ELL (20%), DISC (44%).

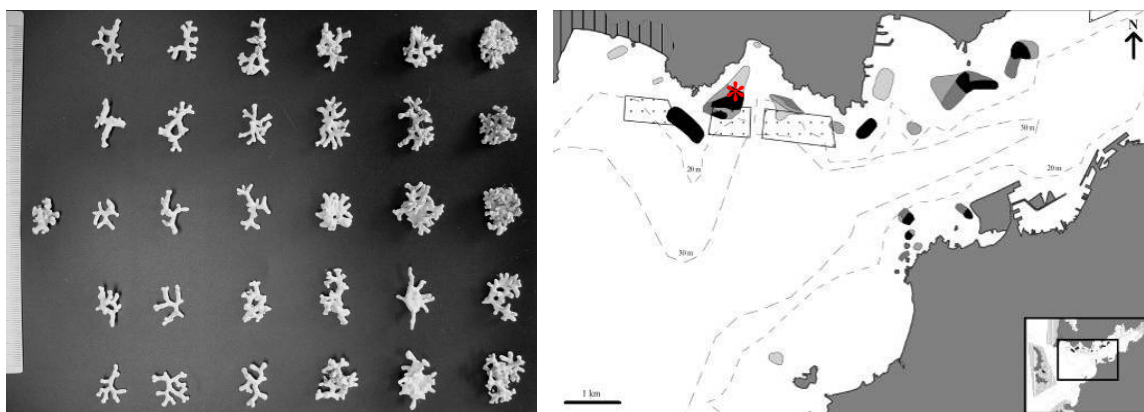


As Rodeiras (-6 m). Ld: 2.38 ± 0.29 cm. SPH (6.3%), ELL (15.6%), DISC (78.1%).

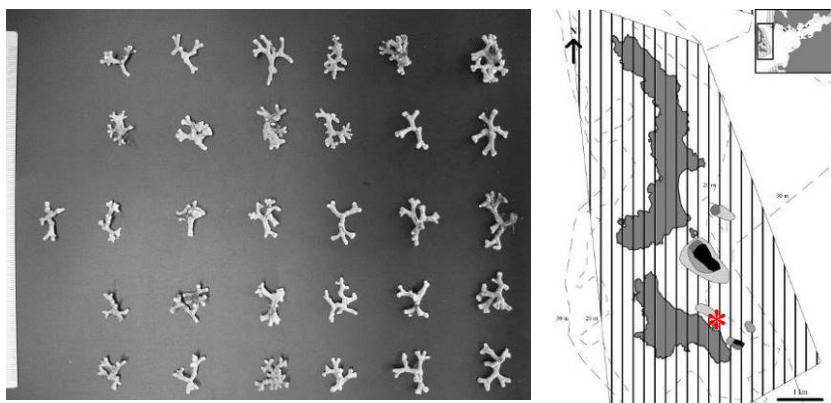


Piedra Borneira (-7 m). Ld: 2.69 ± 0.33 cm. SPH (3.2%), ELL (12.9%), DISC (83.9%).

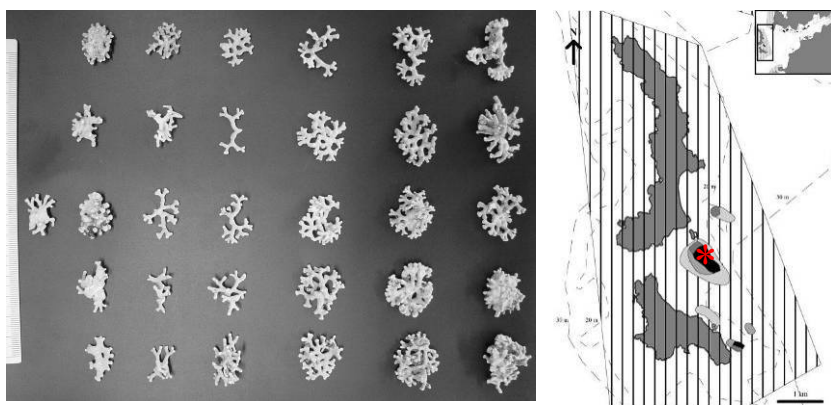
Ría de Vigo



Ensenada de Liméns (-8 m). Ld: 1.94 ± 0.31 cm. SPH (6.7%), ELL (23.3%), DISC (70%).

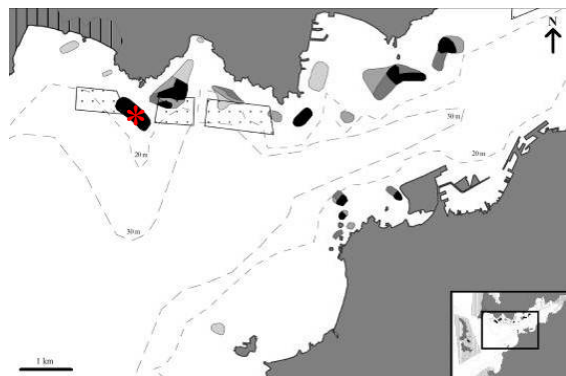
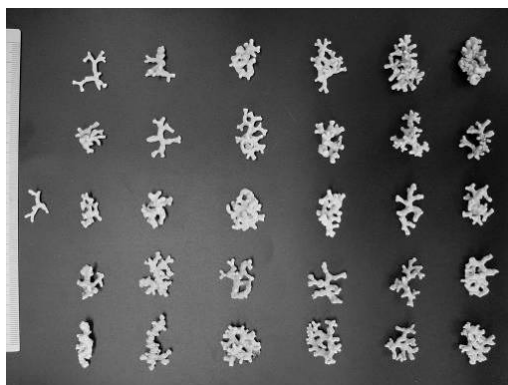


Isla San Martín (Archipiélago de Cíes, -8 m). Ld: 1.75 ± 0.27 cm. SPH (19.4%), ELL (16.1%), DISC (64.5%).

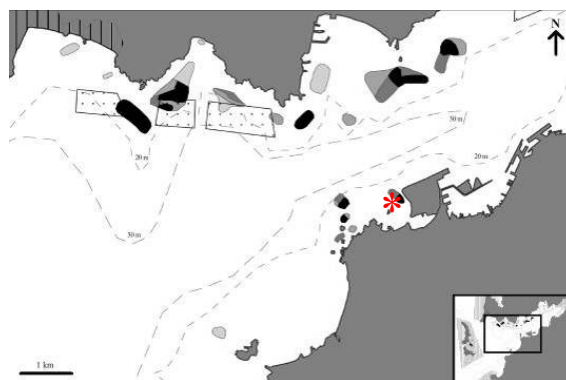


Islote Viños (Archipiélago de Cíes, -9 m). Ld: 2.36 ± 0.37 cm. SPH (6.5%), ELL (16.1%), DISC (77.4%).

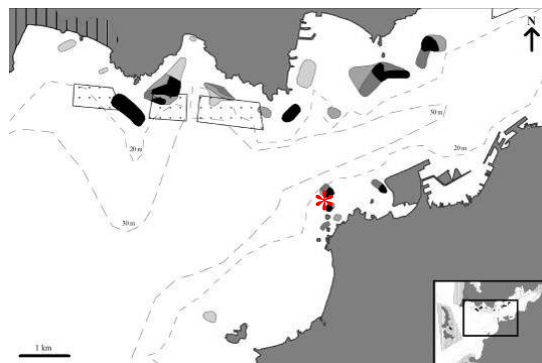
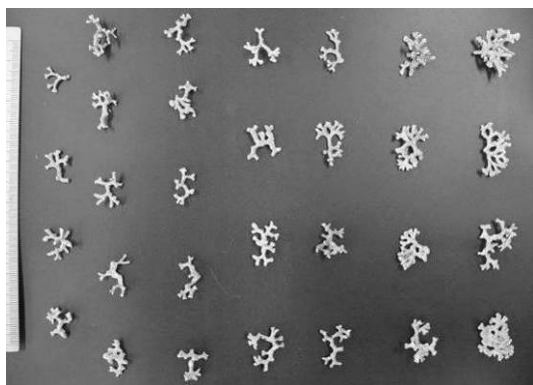
Ría de Vigo



Castros da Barra (-10 m). Ld: 2.06 ± 0.35 cm. SPH (12.9%), ELL (38.7%), DISC (48.4%).

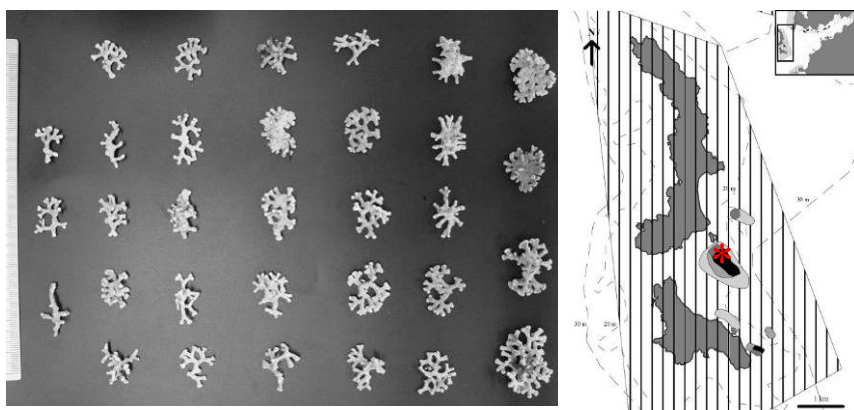


Bouzas (-10 m). Ld: 1.89 ± 0.42 cm. SPH (6.7%), ELL (36.3%), DISC (57%).

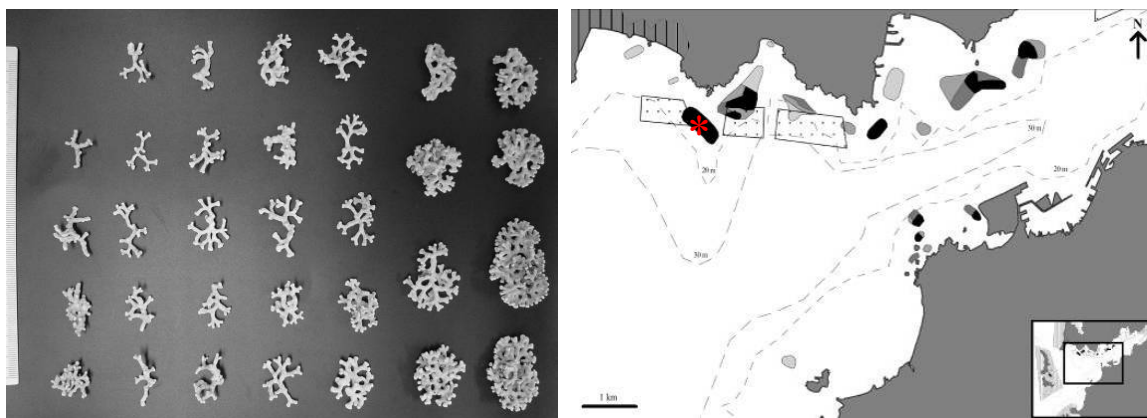


Baliza Tofiño (-11 m). Ld: 1.91 ± 0.31 cm. SPH (3.4%), ELL (23.3%), DISC (73.3%).

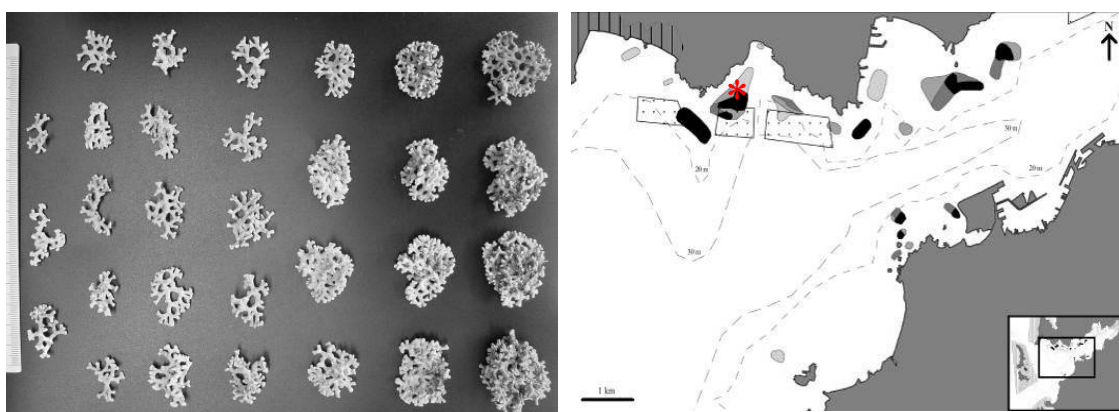
Ría de Vigo



Islote Viños (Archipiélago de Cíes, -12 m). Ld: 2.17 ± 0.32 cm. ELL (25%), DISC (75%).

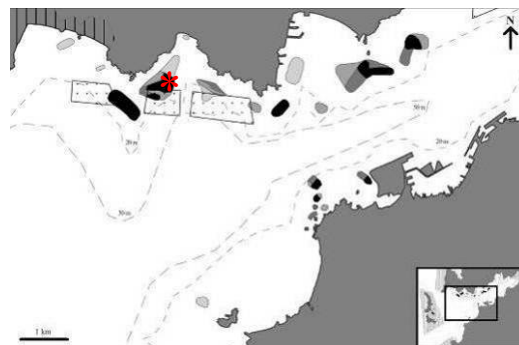
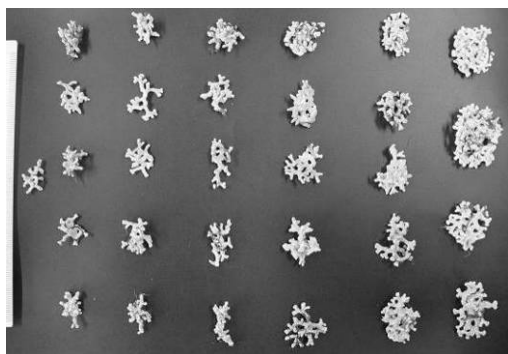


Castros da Barra (-13 m). Ld: 2.47 ± 0.46 cm. ELL (31.2%), DISC (68.8%).

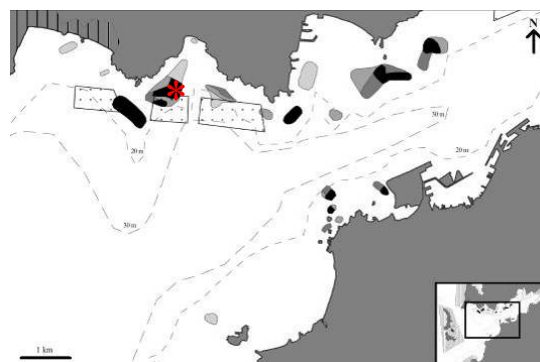
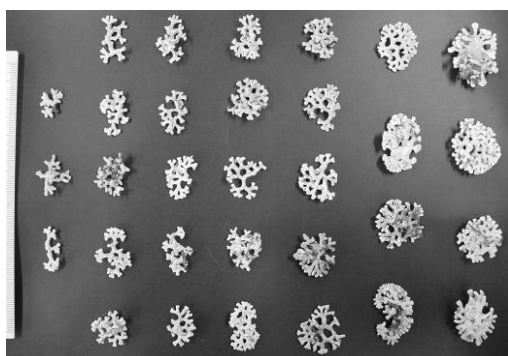


Ensenada de Liméns (-13 m). Ld: 2.84 ± 0.50 cm. SPH (17.3%), ELL (17.2%), DISC (65.5%).

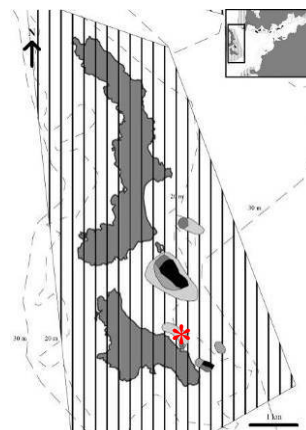
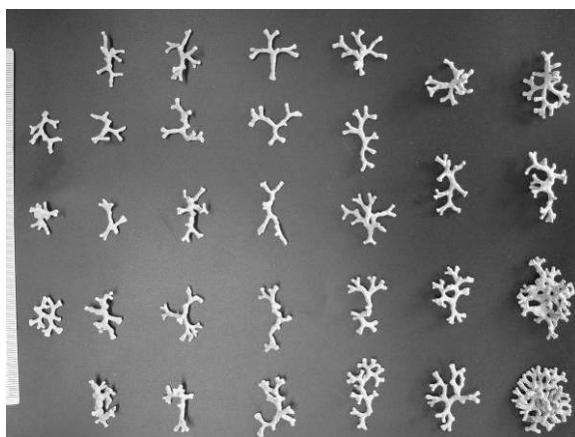
Ría de Vigo



Ensenada de Liméns (-14 m). Ld: 2.39 ± 0.43 cm. SPH (3.4%), ELL (34.5%), DISC (62.1%).

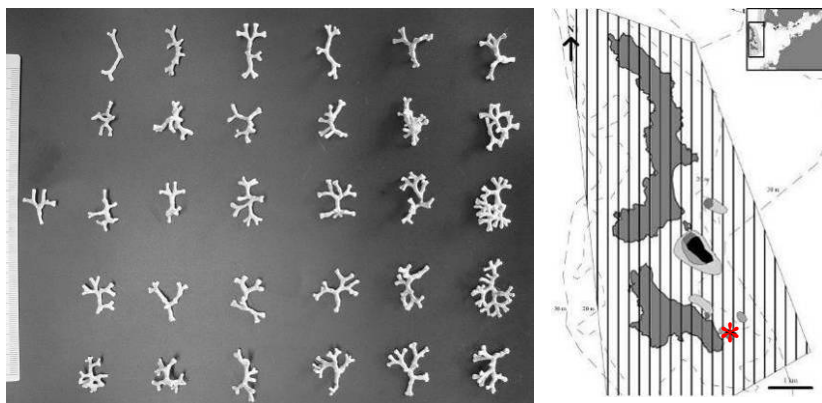


Ensenada de Liméns (-14 m). Ld: 2.56 ± 0.4 cm. ELL (3.2%), DISC (96.8%).

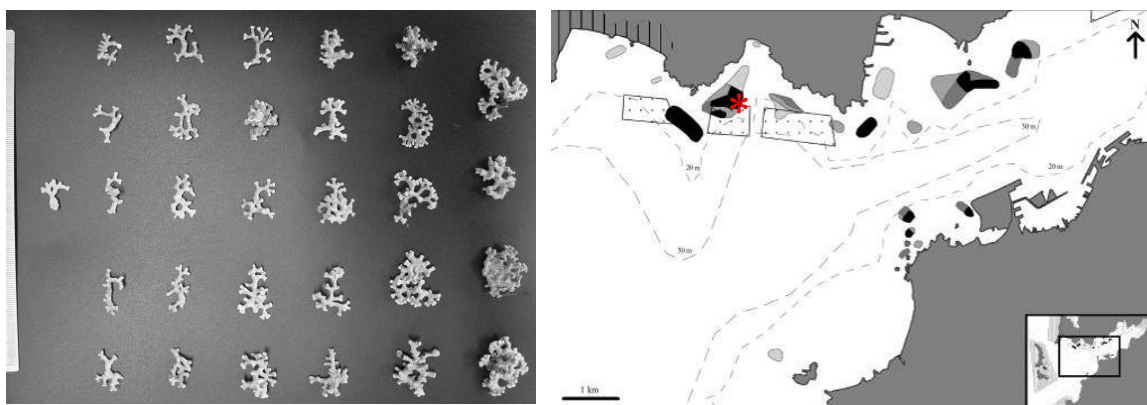


Isla San Martín (Archipiélago de Cíes, -15 m). Ld: 2.43 ± 0.50 cm. SPH (12.9%), ELL (35.5%), DISC (51.6%).

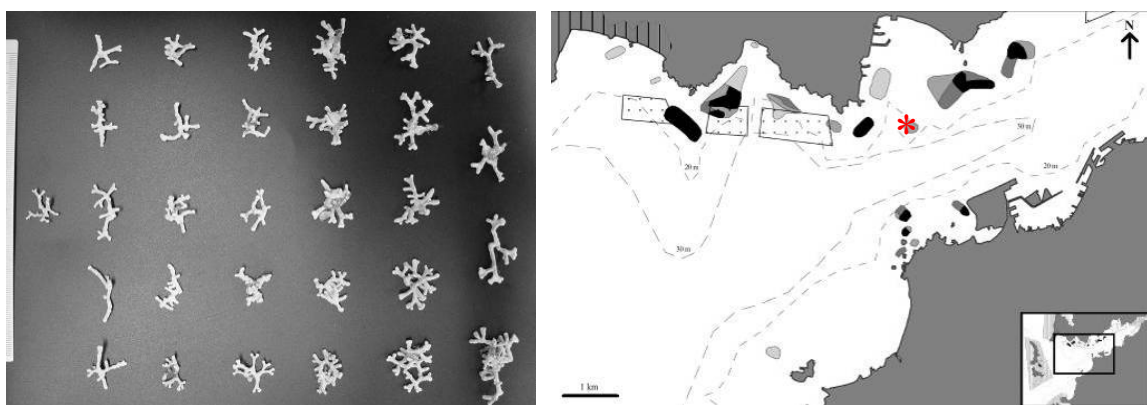
Ría de Vigo



Cabo Vicos (Archipiélago de Cíes, -15 m). Ld: 2.14 ± 0.33 cm. SPH (6.5%), ELL (25.8%), DISC (67.7%).

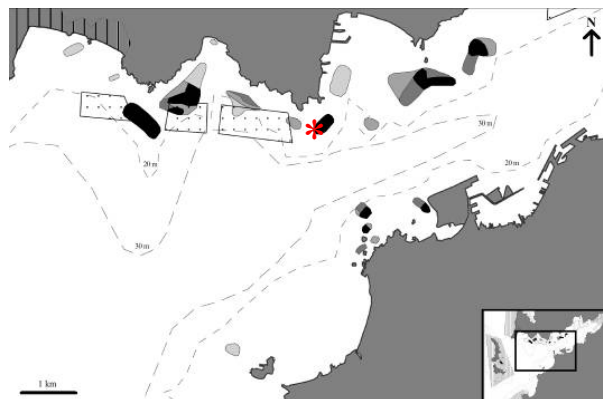
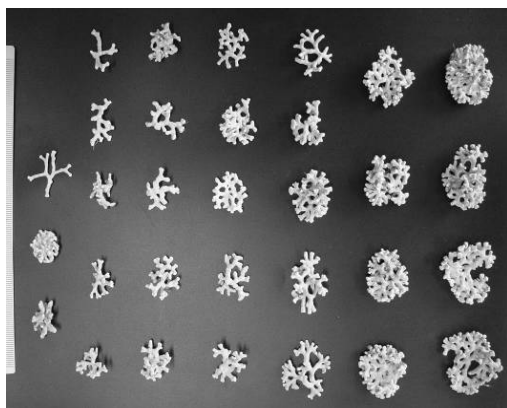


Ensenada de Liméns (-16 m). Ld: 2.15 ± 0.41 cm. SPH (3.3%), ELL (33.4%), DISC (63.3%).

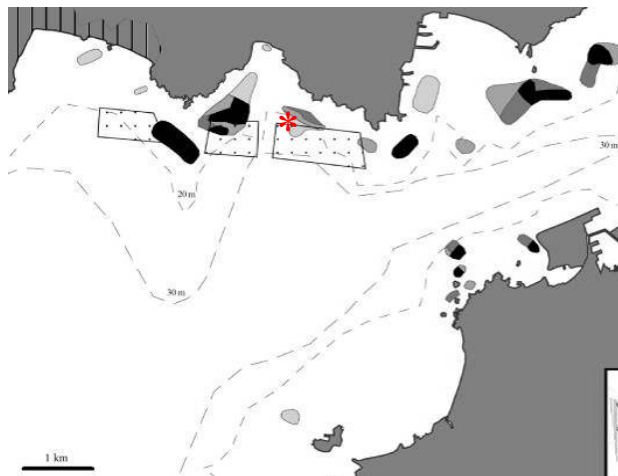
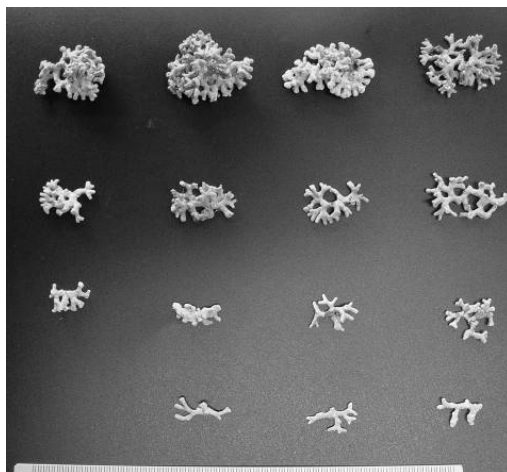


Ensenada de Cangas (-17 m). Ld: 2.34 ± 0.52 cm. ELL (26.7%), DISC (73.3%).

Ría de Vigo



Punta Borneira (-18 m). Ld: 2.30 ± 0.47 cm. SPH (12.9%), ELL (12.9%), DISC (74.2%).



Ensenada de Liméns (-28 m). Ld: 2.16 ± 0.56 cm. SPH (3.8%), ELL (30.8%), DISC (65.4%).

E.- Publicaciones.

A continuación se adjuntan dos trabajos relacionados con la cartografía y distribución de los fondos de maërl de Galicia, y morfotipos del maërl gallego:

1. Biological importance of an Atlantic maërl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). 2008b. *Botanica Marina* 51(6): 492-505.
2. Distribution of the Galician maërl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of areas in future conservation actions of the Galician maërl (2009). *Cahiers de Biologie Marine* 50(4): 353-368.

1.- Biological importance of an Atlantic maërl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). 2008b. *Botanica Marina* 51(6): 492-505.

Resumen:

Se aborda el estudio de un banco de maërl de Isla Benencia (NO Península Ibérica) realizado durante dos años de muestreo, mediante draga y buceo autónomo. El banco de maërl, que incluye una playa de maërl, se extiende desde el intermareal a submareal (18 m) y ocupa un área de 215 ha (2.15 km²). Consiste en un depósito puro de coralináceas de vida libre (maërl/rodolitos) mixto con cascajo. El área estimada para la clase de cobertura de maërl más elevada (76-100%) es mayor que la citada en estudios previos. La capa viva de maërl asciende a 15 cm de espesor y la ratio de maërl vivo/muerto fue alta (80-100% cobertura de maërl vivo). La especie formadora de maërl dominante fue *Phymatolithon calcareum*, aunque también fueron localizados en dos áreas del banco especímenes de *Mesophyllum* sp. de gran tamaño, hasta 10 cm. Ambas especies de maërl son fruticasas. La proporción de especímenes de *P. calcareum* discoidales está relacionada con la profundidad. La flora asociada, la cual asciende a 137 especies, presenta una marcada estacionalidad con una riqueza específica elevada en verano (71 especies) y baja en invierno (35 especies). Las especies cespitosas e incrustantes componen la flora dominante todo el año, mientras que otras especies aparecen restringidas a períodos específicos del año. Se propone que el banco de maërl de Isla Benencia sea incluido en futuros planes de conservación de los fondos de maërl del Atlántico de la Península Ibérica.

Biological importance of an Atlantic European maërl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula)

Viviana Peña* and Ignacio Bárbara

Seaweeds Laboratory, Department of Animal Biology, Vegetal Biology and Ecology, Faculty of Sciences, University of A Coruña, Campus de A Zapateira, S/N, A Coruña 15071, Spain, e-mail: vpena@udc.es

* Corresponding author

Abstract

We studied the conservation status of a maërl bed off Benencia Island (NW Spain) over a 2-year period using SCUBA and dredging. The maërl bed, which includes a maërl beach, extended from the intertidal to subtidal zones (18 m), and occupied an area of 215 ha. It was composed of a pure unattached coralline algal deposit occasionally mixed with broken shells. The area estimated for the highest maërl cover (76–100%) was greater than reported in previous research. The living maërl layer reached 15 cm in depth and the living/dead maërl ratio was high (80–100% living maërl cover). The dominant maërl-forming species was *Phymatolithon calcareum*, although unattached plants of *Mesophyllum* sp. reaching 10 cm in diameter were found in two sites. Both maërl species are fruticose. The proportion of discoidal specimens of *P. calcareum* was related to depth. The associated flora comprised 137 species whose seasonal variations were very marked, with high floristic richness in summer (71 species) and low in winter (35 species). Crustose and turf-like species were the dominant floral components throughout the year, whereas the presence of other species was restricted to specific periods. We propose that Benencia Island be included in future Atlantic Iberian maërl bed conservation schemes.

Keywords: conservation; distribution; epiflora; maërl; NW Iberian Peninsula.

Introduction

Maërl beds are critical marine habitats for conservation in Europe (Birkett et al. 1998) and in other areas around the world (Riosmena-Rodríguez et al. in press). They are formed by accumulation of living and dead non-geniculate coralline red algae, which grow very slowly (Adey and McKibbin 1970, Potin et al. 1990, Littler et al. 1991, Blake and Maggs 2003, Rivera et al. 2004). Maërl beds have a worldwide distribution (Foster 2001) and comprise different species and growth forms (Bosence 1983b, Riosmena-Rodríguez et al. 1999, Grall 2003). These maërl communities are threatened by direct exploitation and anthropogenic impacts and their recovery potential is

poor (Grall and Glémarec 1997, IMPACT 1998, De Grave et al. 2000, Hall-Spencer and Moore 2000, Barberá et al. 2003, Grall 2003, Grall and Hall-Spencer 2003, Hall-Spencer et al. 2003, 2006, Kamenos et al. 2003, Wilson et al. 2004, OSPAR Commission 2006).

In the northwestern Iberian Peninsula, the maërl-forming species are *Lithothamnion corallioides* (P. et H. Crouan) P. et H. Crouan and *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey et McKibbin (Miranda 1934, Adey and McKibbin 1970, Otero-Schmitt and Pérez-Cirera 2002, Peña and Bárbara 2004). Both maërl-forming species are included under Annex V of EC Habitats Directive and they were recently entered in the Galician Catalogue of Threatened Species as “vulnerable” (Xunta de Galicia 2007). However, only two Natura 2000 sites of the 59 registered in Galicia contain maërl beds (Peña and Bárbara 2006b, Spanish Ministry of Environment, www.mma.es).

The morphology and branch density of maërl are related to hydrodynamic conditions and depth (Bosellini and Ginsburg 1971, Bosence 1976, 1983b, Steller and Foster 1995, Basso 1996, Foster et al. 1997, Marrack 1999, Goldberg 2006). Environmental conditions affect growth of the maërl-forming algae (Adey and McKibbin 1970, Potin et al. 1990) as well as community metabolism (Martin et al. 2005, 2007). Fluctuations of abiotic parameters also affect seasonal abundance and cover patterns of associated species (Cabioc’h 1969, Hily et al. 1992, BIO-MAERL Team 1999, Steller et al. 2003, Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2006b), which are mainly attributable to changes in irradiance, temperature range, wave action and depth range (Jacquotte 1962, Birkett et al. 1998, Steller et al. 2003). The presence of heteromorphic algal species with cryptic phases (as crustose, boring or filamentous growth) is also related to qualitative changes in epiflora (Maggs 1983).

In Galicia, maërl beds are located in the “rías” (tidal inlet areas) from 1 to 35 m depth (Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2006b), especially in the Ría de Arousa (Peña and Bárbara 2008), which is the largest Galician ría (250 km², maximum depth 60 m) (Koldijk 1968). In this ría, the maërl endofauna is characterized by a community of *Venus fasciata* Da Costa (Mora 1980), which also occurs in the British Isles and Brittany (Cabioc’h 1968, Birkett et al. 1998). The Ría de Arousa is the most important area for Spanish mussel production (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck). Several studies have focused on the deleterious effects of mussel aquaculture on Galician maërl beds (BIO-MAERL Team 1999, Peña et al. 2006), and on bed distribution and associated flora (Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2008). However, little is known of Galician maërl morphology and its relationship with environmental conditions.

Benencia Island is located north of Ría de Arousa (Figure 1). Previous authors (Cadée 1968, Koldijk 1968,

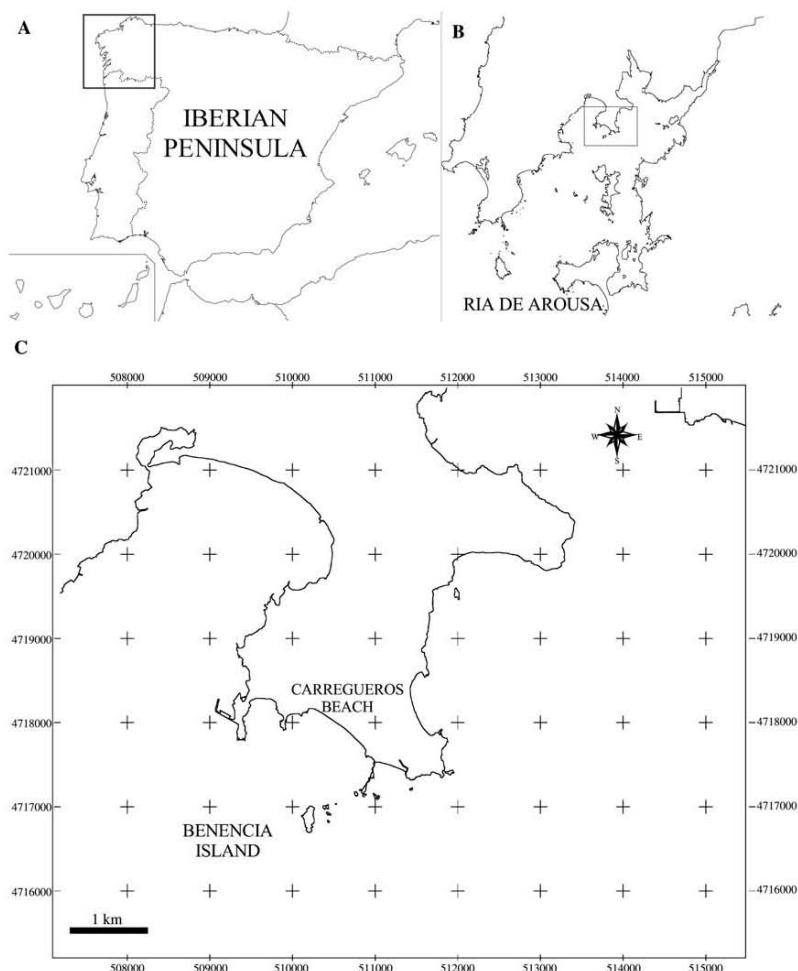


Figure 1 (A, B) Maps showing the location of Benencia Island within Ría de Arousa (NW Iberian Peninsula). (C) Detailed location of Benencia Island, geographical coordinates are given in UTM Zone 29N, coordinate reference system EPSG 23029.

Mora 1980) indicated a high cover of maërl (or *Lithothamnion rudite*) within the study area, but there is no information on maërl structure (e.g., identity of the dominant maërl-forming species or their morphology), living maërl abundance or the associated flora. The study area is currently surrounded by extensive mussel rafts.

The aims of our study were to highlight the biological importance of the maërl bed off Benencia Island and characterize its current conservation status in terms of distribution, extent and cover of the maërl bed, to identify the maërl-forming species and their associated flora, and to describe the morphological forms of the maërl and their relationship with environmental conditions. These features were compared with available information from

previous works in the study area, as well as with other Galician beds under protection.

Materials and methods

The spatial distribution of the maërl in the study area was obtained by dredging and SCUBA from July 2004 to July 2006 (Figure 2). The sampling sites were located using a portable GPS [Global Positioning System, Garmin (Olathe, KS, USA) GPS60]. The limit of the maërl bed was determined using radial dredging surveys outward from known maërl sites. The dredge sampling comprised a 25-m long track (Naturalist's dredge; mouth 40 cm wide,

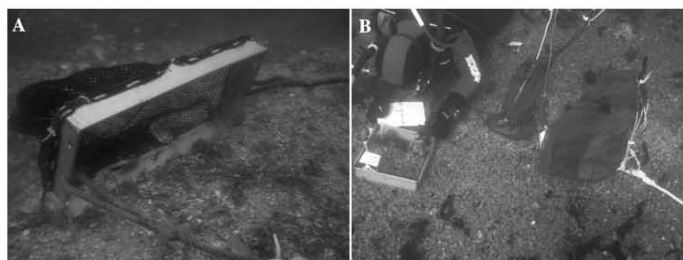


Figure 2 Sampling in the maërl bed by dredging (A) and SCUBA (B).

20 cm height and a net 30 cm long). In the field, the samples from dredging were placed into a tray in order to estimate the cover of maërl and associated flora. Depth, sediment type, maërl cover and live/dead maërl ratio were recorded for every sample. Living maërl was identified by depth of pigmentation (pink in live maërl, white in dead maërl). These data (along with salinity and temperature) were recorded *in situ* by SCUBA divers; samples were collected in triplicate quadrats of 3125 cm² (25×25×5 cm deep). Living maërl layer depth was also obtained by excavating the surface layer at the time of quadrat collection (Foster et al. 1997). In total, we sampled 35 sites in the study area and adjacent localities (30 on maërl and 5 on gravel and mud). Maërl cover (divided into four cover classes: 1–25%, 26–50%, 51–75% and 76–100%), live/dead maërl ratio, and location of aquaculture areas were plotted using ArcView GIS (ArcGIS, Redlands, CA, USA). In order to compare our data with previous information, the distribution of maërl cover provided by previous authors for the study area was plotted by reference to coastline features, since geographical coordinates were not provided (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). The resulting distribution map is based on dredge samples (15 sampling sites) that yielded maërl cover only across the study area. For both maps (present and previous data), we estimated the areas occupied for each maërl cover class.

The identification of the maërl-forming species was based on the diagnostic features (vegetative and reproductive) for the non-geniculate coralline algae (Cabioc'h 1965, Adey and McKibbin 1970, Irvine and Chamberlain 1994). Identification was carried out by scanning electron microscopy (SEM, model JEOL JSM 6400, JEOL, Tokyo, Japan) and optical microscopy (decalcification techniques following Cremades et al. 1997). Vertical and longitudinal sections of maërl were made from 61 specimens in each shape class collected in the maërl bed. Selected material was preserved and deposited in SANT-*Algae* (acronyms follow Holmgren et al. 1990).

In order to determine shape, morphology and size, 30 maërl individuals were collected at random from each site. Each specimen was assigned a growth form following Woelkerling et al. (1993) and Harvey et al. (2005). Depending on sphericity (Sneed and Folk 1958, Bosence 1976, 1983a), the specimens were sorted into shape classes (spheroidal, discoidal and ellipsoidal). For each

shape class, we provide the branch density types (I to IV) proposed by Bosence (1976, 1983a) following descriptions in previous maërl works (Lemoine 1910, Cabioc'h 1965, 1969, Bosellini and Ginsburg 1971). Sphericity was calculated by measuring the longest dimension (LD), the intermediate dimension and the shortest dimension for each specimen (Foster et al. 1997). The size of each specimen was based on the longest dimension (cm; Foster et al. 1997) and volume (cc; Bosence 1976, 1983a). Spearman correlation tests were run to test the relationship between the morphology of the maërl collected (LD, shape classes) and depth. In order to study variation in branch density of maërl with depth, branch density (number cm⁻²) was determined as the mean number of branches counted in four, 1-cm² quadrats placed haphazardly on the surface of samples (Foster et al. 1997).

Samples from dredging and SCUBA diving were fixed in 4% formalin/seawater and preserved in total darkness at 4°C. In order to identify all associated algal species, the samples were re-examined in the laboratory under stereo- and compound microscopes using specialized literature on floristics and taxonomy of seaweeds from European Atlantic coasts (Feldmann and Hamel 1936, Gayral 1966, Denizot 1968, Dixon and Irvine 1977, Irvine 1983, Koeman 1985, Fletcher 1987, Maggs and Guiry 1987, 1989, Bárbara et al. 1992, Maggs and Hommersand 1993, Irvine and Chamberlain 1994).

Results

The maërl bed of Benencia Island

The maërl bed occurred from 18 m depth up into the intertidal zone; in the intertidal zone, there were pools with fucoid algae and an extensive maërl beach (Figure 3). The occurrence of the maërl beach constitutes the first and unique report for the Iberian Peninsula; it is similar to those reported from Scotland, Ireland and Brittany (Farrow et al. 1978). The subtidal maërl bed was composed of a pure deposit of coralline algae, which were occasionally mixed with broken shells and gravel. The maërl bed is also a habitat for several commercial species, such as scallops (*Pecten maximus* L.) and other

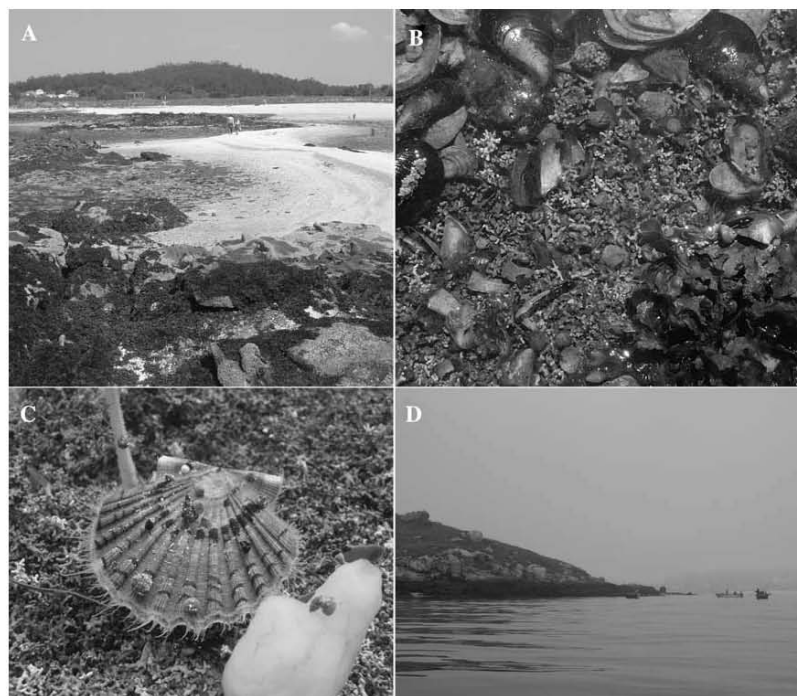


Figure 3 (A) Maërl beach. (B). Intertidal maërl with *Fucus vesiculosus* L. and *Mytilus galloprovincialis* Lamarck. (C) Scallop and ascidians on subtidal maërl bed. (D) Local fishermen gathering shellfish off Benencia Island.

bivalves, which are commonly gathered using traditional techniques (Figure 3).

The living maërl layer reached up to 15 cm depth and the live/dead maërl ratio was very high (76–100% living maërl), except at point 23 where the cover of living maërl decreased to 15% (Table 1). The salinity range was 25–33 psu. Temperature increased from spring (March), reaching a maximum of 18°C in July and decreased to 11.9°C in winter (January). The maërl bed is affected by moderate tidal currents (0.10–0.20 m s⁻¹, www.meteo-galicia.es). Wave-ripple marks were not observed.

The current estimated area of the Benencia Island maërl bed is 215 ha (Figure 4, Table 2), with an important area of high maërl cover (76–100%) off the eastern part of the Island (52 ha). Maërl cover decreased to the north (Carregueros beach) and to the southwest and east where mussel rafts are located (Figure 4, colorless polygons).

The distribution of the Benencia Island maërl bed in earlier surveys was plotted within the same coordinate frame (Figure 5). Maërl cover classes (1–25%, 26–50%, 51–75% and 76–100%) provided by Koldijk (1968) are also included, and estimated areas are presented by maërl cover class (Table 2). The maërl was widespread with variable cover in pre-1980 surveys; total area at that time was estimated at 189 ha. The highest maërl cover

was observed around Benencia Island, especially on the eastern side (76–100% maërl cover) in an area of 4.4 ha. However, Cadée (1968) reported an absence of maërl in the western section of the study area, an observation contradicted by those of Koldijk (1968) and Mora (1980), who indicated the presence of maërl (1–25%). A comparison between the two distribution maps (Figures 4 and 5) shows the absence of maërl in the eastern part of the study area (sampling sites 7–9). However, we found maërl in new areas (sampling sites 14, 15, 32–35, which increases the extent of the maërl bed northwards) and in adjacent sites (sampling sites 2–5).

Maërl-forming algae

The maërl observed off Benencia Island was composed only of coralline algae with an algal core. Most of the maërl individuals were fruticose, 1.5–2.1 cm in diameter (LD, mean±SD: 1.90±0.22) and 0.30–0.55 cc (mean±SD: 0.47±0.11, Figure 6, Table 3). The morphological and anatomical features observed in the maërl matched those of *Phymatolithon calcareum*. Branches ranged from 0.98–2.0 mm in width (mean 1.3±0.3 mm, Figure 7A). In section, epithallial cells were domed, 2–6 µm long by 4–6 µm wide; the meristem was composed of ovoid cells (2) 4–5 (7) µm long by (2) 3–5 (6) µm wide. The cortical

Table 1 Sites sampled by dredge and SCUBA within the maërl bed off Benencia Island (+, sites 10–35) and in adjacent areas (–, sites 1–9).

Benencia maërl bed	Site	Coordinates (UTM)	Depth (m)	Maërl cover (%)	Live/dead maërl ratio (%)
–	1: Punta Montideira	29T 0509110 E 4719015 N	2	0 (mud)	–
–	2: Punta Fusiños	29T 0509001 E 4718911 N	10	10	50/50
–	3: Punta Fusiños	29T 0508912 E 4718517 N	4	80	50/50
–	4: Punto de Cruz	29T 0508813 E 4717919 N	10	80	50/50
–	5: Bajo Moscardiño	29T 0510217 E 4716005 N	11	60	90/10
–	6: Bajo Moscardiño	29T 0510600 E 4716068 N	22	0 (<i>Mytilus</i> dead shells)	–
–	7: Laja de la Mula	29T 0511225 E 4716847 N	5	0 (gravel+mud)	–
–	8: Punta del Chazo	29T 0511711 E 4717087 N	13	0 (mud)	–
–	9: Punta del Chazo	29T 0511610 E 4717128 N	9	0 (mud)	–
+	10: Cabo Cruz	29T 0509211 E 4717862 N	3	1	50/50
+	11: Cabo Cruz	29T 0509312 E 4717617 N	8	25	85/15
+	12: Benencia Island (NW)	29T 0509920 E 4717315 N	18	10	40/60
+	13: Punta Pineirón	29T 0509930 E 4717718 N	7	20	95/5
+	14: Punta Pineirón	29T 0510110 E 4717800 N	3	75	95/5
+	15: Carregueros beach	29T 0510460 E 4717708 N	1	5	90/10
+	16: Benencia Island (W)	29T 0509900 E 4716930 N	9	80	90/10
+	17: Benencia Island (W)	29T 0510013 E 4716720 N	5	20	100/0
+	18: Benencia Island (SW)	29T 0510018 E 4716616 N	7	95	99/1
+	19: Benencia Island (SW)	29T 0509985 E 4716517 N	11	30	90/10
+	20: Benencia Island (S)	29T 0510211 E 4716335 N	5	30	90/10
+	21: Benencia Island (SE)	29T 0510453 E 4716564 N	4	98	70/30
+	22: Benencia Island (SE)	29T 0510421 E 4716442 N	4	80	60/40
+	23: Benencia Island (SE)	29T 0510559 E 4716432 N	7	95	15/85
+	24: Benencia Island (SE)	29T 0510520 E 4716808 N	3	90	95/5
+	25: Benencia Island (E)	29T 0510422 E 4716688 N	3	95	95/5
+	26: Benencia Island (E)	29T 0510435 E 4716513 N	3	80	60/40
+	27: Benencia Island (E)	29T 0510645 E 4716863 N	3	80	60/40
+	28: Benencia Island (E)	29T 0510975 E 4716504 N	7	30	50/50
+	29: Benencia Island (E)	29T 0511006 E 4716873 N	5	80	95/5
+	30: Benencia Island (E)	29T 0510697 E 4716914 N	5	90	50/50
+	31: Crego Islet (E)	29T 0510621 E 4717205 N	2	70	70/30
+	32: Carregueros beach	29T 0510560 E 4717508 N	1	5	90/10
+	33: Baos de Fuera	29T 0510713 E 4717254 N	1	95	50/50
+	34: Baos de Fuera	29T 0510844 E 4717222 N	Low intertidal	95	50/50
+	35: Baos de Fuera	29T 0510816 E 4717117 N	Low intertidal	95	50/50

Nautical chart name, geographical coordinates (UTM Zone 29N, E (easting) and N (northing), coordinate reference system EPSG 23029), depth, maërl cover (%) and alive/dead ratio (%) are given for each site.

cells were ovoid (4) 5–8 (11) μm long by 3–5 μm wide. Primary pit connections and bead-like cell fusions were observed (Figure 7B, arrows). The asexual conceptacles were 57–138 μm long by 153–236 μm in diameter; the conceptacle roof was 15–18 μm thick (Figure 7C). Fertile individuals were collected in March, July and November.

Other maërl specimens reaching 10 cm in diameter were collected from only three sites off Benencia Island (sites 24–26, Table 1, Figure 8A). Dead (white) and eroded specimens were also found on the maërl beach. The live specimens were pink, fruticose and spheroidal (branch density type IV), the branches were claviform, reaching 3.3 mm in diameter. The thallus had monomeorous organization, the epithallial cells were flattened (1–2 μm long by 3–7 μm wide), the subepithallial cells were long (2–8 μm long by 2–7 μm wide) and the cortical cells were connected by abundant cell fusions and primary pit connections (secondary pit connections were absent; Figure 8C, arrows). Uniporate cystocarpic conceptacles (Figure 8B,D) and tetrasporangial multiporate conceptacles (Figure 8B) were observed. Fertile specimens were collected in February, May and July. The ana-

tomic features indicate that these specimens correspond to the genus *Mesophyllum* (Peña et al. 2007).

The relationship between morphology and environmental conditions was examined for the dominant species *Phymatolithon calcareum* collected in the maërl bed (sites 10–35). There was no significant relationship between variation in diameter of the maërl specimens (LD) and water depth (Spearman correlation test, $r=0.21$, $p=0.586$). In shallow maërl sites (sites 24, 26, Tables 1, 3) the spheroidal maërl was more abundant (55–56%) than discoidal forms (10–17%), with the latter more abundant in the deepest sites (32–40% in maërl sites 12, 19, 23). There was a significant negative relationship between frequency of spheroidal forms and depth (Spearman correlation test, $r=-0.971$, $p=0.001$), whereas frequency of the discoidal forms was positively correlated with depth (Spearman correlation test, $r=0.912$, $p=0.011$). There was no significant relationship between depth and frequency of the ellipsoidal forms (Spearman correlation test, $r=0.647$, $p=0.165$).

Within the study area and adjacent maërl areas, branch density (number branches cm^{-2}) was quite variable. Sites

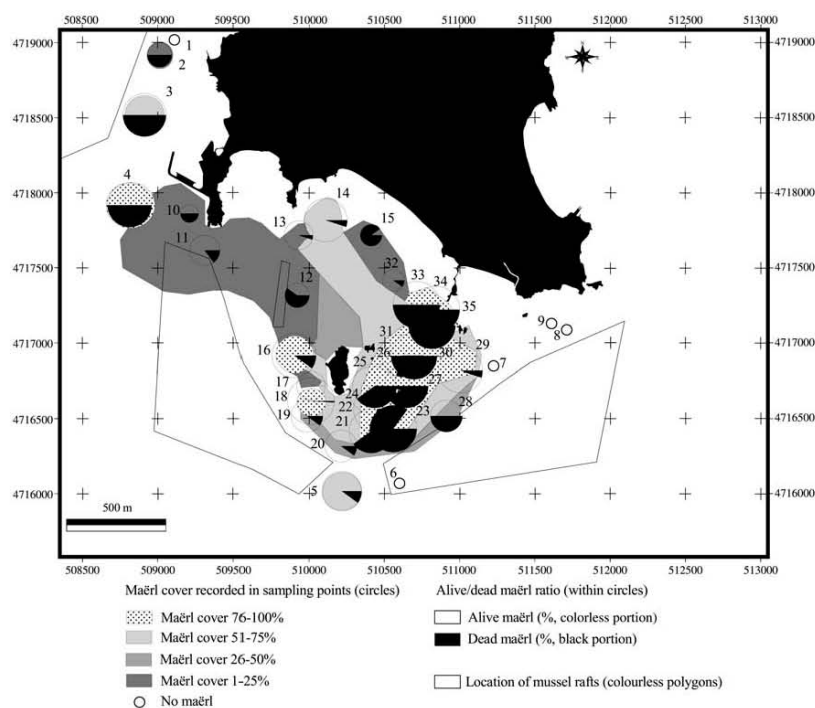


Figure 4 Current distribution of the maërl bed off Benencia Island (sampling sites 10–35, Table 1) and adjacent maërl areas (sampling sites 2–5).

Maërl covers are represented by relative circle diameters. Live/dead maërl ratios are colorless and black fractions of circles, respectively. Colorless circles indicate no maërl present. Locations of aquaculture rafts are indicated by colorless polygons. Geographical coordinates are given in UTM Zone 29N, coordinate reference system EPSG 23029.

at different depths had similar mean branch densities (6.75 at 10 m and 3 m depth in sites 4 and 26, respectively, Table 3). The relationship between depth and branch density was not significant (Spearman correlation test, $r = -0.15$, $p = 0.72$).

The most frequent branch density types observed in each shape class were II and III (Figure 6A,B, Table 3). Maërl specimens with branch density type IV within the spheroidal and ellipsoidal forms (Figure 6C) were found only at two sites (5, 24, Table 1) at different depths (11 and 3 m depth, respectively).

Table 2 Estimated areas (ha) of maërl by cover class from previously published literature (Gadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980) and from the present study.

Maërl cover classes (%)	Previous data (ha)	Current data (ha)
1–25	94.49	85
26–50	11.15	22
51–75	79.68	56
76–100	4.4	52
Total	189.73	215

Associated flora

The associated flora of the maërl bed (maërl sites 10–35) comprised 137 species (1 cyanobacterium, 108 Rhodophyta, 15 Ochrophyta and 13 Chlorophyta). The summer season had the highest epifaunal richness (up to 71 species, Table 4) followed by spring (63 species). The associated flora of the maërl bed decreased to 35 species in winter. The Rhodophyta was the dominant group, especially in autumn and winter seasons, when it represented 82–85% of the total flora. Across the depth gradient of the maërl bed (1–18 m depth), the range “1–9 m” contained 129 species, the depth range “10–18 m” contained 54 associated algal species.

Crustose species, such as *Aglaozonia parvula*, *Cruoria cruoriaeformis* and *Peyssonnelia* spp., and turf-like species that conceal maërl and shells, such as *Gelidiella calcicola* and *Gelidium maggsiae*, were present throughout the year; also present were other larger species, such as *Calliblepharis jubata*, *Dictyota dichotoma*, *Stenogramme interrupta*, *Plocamium cartilagineum* and *Ulva rigida* (Table 5). However, species, such as *Asperococcus bul-*

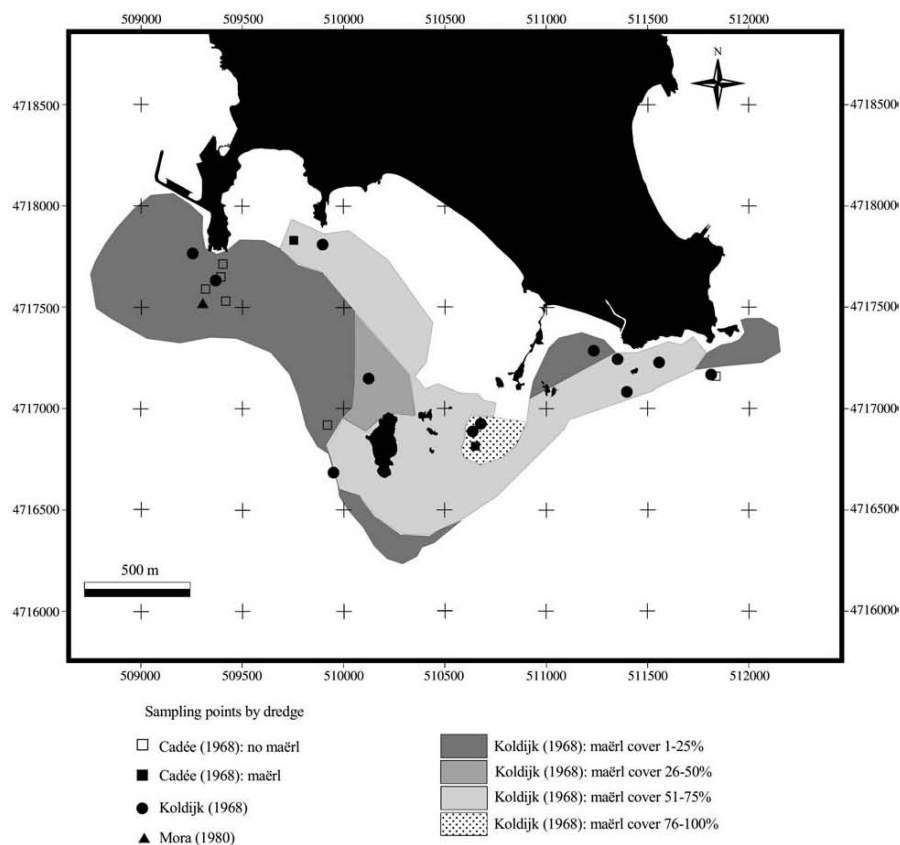


Figure 5 Previous distribution of maërl in the study area. Polygons represent the maërl cover classes provided in previously published studies. Geographical coordinates are given in UTM Zone 29N, coordinate reference system EPSG 23029.

losus, *Calliblepharis ciliata*, *Callophyllis laciniata*, *Colpomenia peregrina*, *Kallymenia reniformis*, *Liebmannia levellei* and *Undaria pinnatifida* were restricted to specific time periods.

Discussion and conclusion

Our results were compared with information provided several decades ago. This comparison revealed that the Benencia Island maërl bed is larger than previously reported (215 vs. 189.73 ha). The area with the highest maërl cover (76–100%) extended eastward from Benencia Island (sites 21–27, 29–31, 33–35) and now occupies a much larger area (52 vs. 4.4 ha). We also found new sites with high maërl cover (sites 14, 16, 18) within the maërl bed, and other high density locations within adja-

cent areas (sites 3–5). Maërl was absent from two sites in which it had been previously reported (sites 6–9). The changes in bed shape and area over time likely result from our greater sampling effort (35 sites sampled by dredging and SCUBA vs. 15 dredge points). Although there are sites where maërl was not found (sites 6–9), corroborative sampling is needed.

The maximum living maërl layer we found (up to 15 cm deep) is greater than that reported as maximum (3 cm) by Koldijk (1968) in the Ría de Arousa. Unfortunately, the live/dead maërl ratio could not be compared across time due to the lack of earlier information. However, a reduction in living maërl cover (sites 23, 28) and even complete absence (sites 6, 7–9) of live maërl occurred in sites near mussel rafts. Most of the bed in this location may have been preserved over the last 40 years because it is in shallow water. In addition, 41% of the area (90 ha) is not

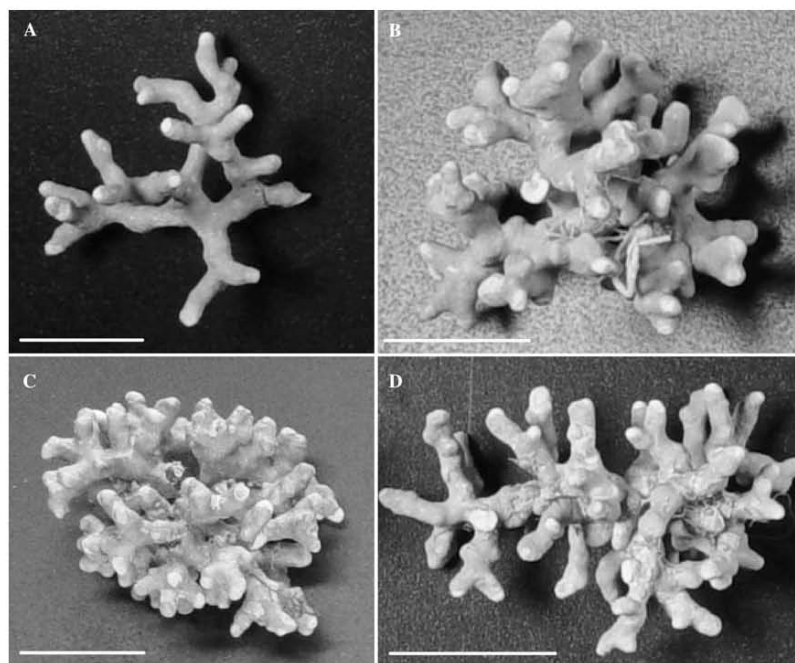


Figure 6 *Phymatolithon calcareum*. Morphology of fruticose specimens and branch density types: (A) Spheroidal II. (B) Spheroidal III. (C) Spheroidal IV. (D) Ellipsoidal III. All scale bars=1 cm.

greater than 5 m deep, which makes it unsuitable for mussel rafts that require greater water depth (Sánchez-Mata and Mora 2000). Likewise, the presence of tidal inlets (mostly in the eastern part of Benencia Island) makes the location unsuitable for aquaculture. However, traditional shellfish gathering still occurs and coexists with maërl bed programs.

The dominant maërl-forming species was *Phymatolithon calcareum*. In three shallow maërl sites (24–26), *P. calcareum* occurred with *Mesophyllum* sp. This report

of *Mesophyllum* sp. as a maërl-forming species increases the number found in Atlantic European maërl beds (previously restricted to the genera *Lithothamnion*, *Phymatolithon*, *Lithophyllum*, *Spongites* and *Titanoderma*, Peña and Bárbara 2008).

The largest individuals of *Phymatolithon calcareum* were found in shallow and deepest sites, and there was no significant correlation between the diameters of the maërl specimens and depth; in contrast, Foster et al. (1997) indicated that the largest specimens are generally

Table 3 Morphological data for specimens collected at different depths in representative maërl sites within the Benencia Island maërl bed (sites 12, 19, 22, 23, 24, 26; Table 1) and adjacent maërl areas (sites 4–5; Table 1).

Site	Depth	Spheroidal (%) / mode	Discoidal (%) / mode	Ellipsoidal (%) / mode	Size (LD, cm)	Size (volume, cc)	BD (no. branches cm ⁻²)
4	10	10/I	44/II	46/III	1.7±0.37	0.34±0.14	6.75±0.95
5	11	27/III	23/III	50/III	1.5±0.39	0.52±0.16	4.75±0.95
12	18	17/II	39/III	44/III	1.8±0.4	0.39±0.16	3.75±0.82
19	11	16/III	32/III	52/III	2±0.35	0.47±0.16	3.25±0.84
22	4	23/III	20/II	57/III	1.5±0.38	0.30±0.14	4.25±0.95
23	7	20/II	40/II	40/III	1.7±0.33	0.35±0.13	3.25±0.5
24	3	56/III	10/III	34/III	2±0.27	0.55±0.12	9±0.81
26	3	55/III	17/III	28/III	2±0.38	0.53±0.15	6.75±0.95

For each shape class, the percentages of individuals and the mode of branch density types (Mo, I–IV, see materials and methods section for classification of branch density types) are given (n=30). Sizes of the individuals are lengths of the longest dimension (LD) in cm (means±SD, n=30) and volume (cc) (means±SD, n=30). Branch density (BD, number branches cm⁻²) is also given for each maërl site (means±SD).

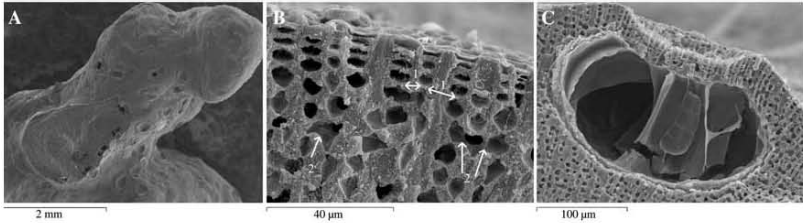


Figure 7 *Phymatolithon calcareum* (SEM). (A) Branch of maërl specimen showing sunken multiporate conceptacles. Scale bar=2 mm (B) Vertical section showing domed epithallial cells, short meristem cells and cortical cells with primary pit connections (arrows, 1) and cell fusions (arrows, 2). Scale bar= 40 µm (C) Multiporate conceptacle with tetrasporangia. Scale bar=100 µm.

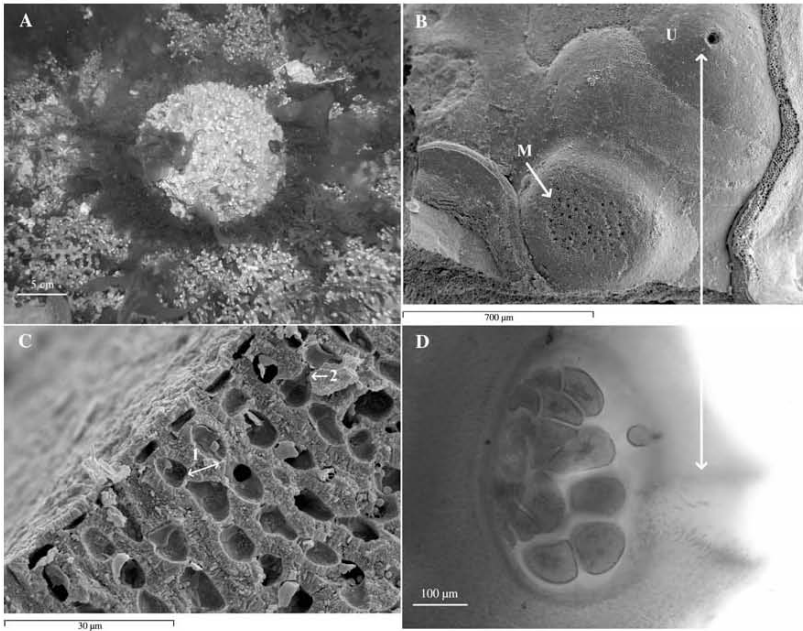


Figure 8 *Mesophyllum* sp. (A) Specimen of *Mesophyllum* sp. from a shallow maërl site 24 (3 m depth). (B) Plant with uniporate (arrow, U) and multiporate conceptacles (arrow, M) (SEM). (C) Vertical section showing flattened epithallial cells and long subepithallial cells, primary pit connections (arrow, 1) and cell fusions (arrow, 2) (SEM). (D) Uniporate cystocarpic conceptacle.

Table 4 Number of species recorded in the maërl bed off Benencia Island (sites 10–35) throughout the year.

	Wi-Sp	Sp	Sp-Su	Su	Su-Au	Au	Au-Wi	Wi
Cyanobacteria	1	1	1	1	1	1	1	1
Rhodophyta	45	50	39	56	34	33	37	29
Chlorophyta	6	6	4	6	5	4	4	3
Ochrophyta	6	6	6	9	4	2	4	3
Total	57	63	49	71	43	39	45	35

Wi-Sp, winter-spring (March); Sp, spring (April, May); Sp-Su, spring-summer (June); Su, summer (July, August); Su-Au: summer-autumn (September); Au: autumn (October, November); Au-Wi: autumn-winter (December); Wi: winter (January-February).

Table 5 Representative associated species in the maërl bed off Benencia Island (sites 10–35); samples collected by dredging and SCUBA.

	Wi-Sp	Sp	Sp-Su	Su	Su-Au	Au	Au-Wi	Wi
<i>Aglaozonia parvula</i> (Greville) Zanardini stage	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Asperococcus bullosus</i> Lamouroux	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützing	+	+	+	+	+	–	+	+
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough et Woodward) Kützing	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützing	–	+	–	+	+	+	–	+
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützing	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing*	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Colpomenia peregrina</i> (Sauvageau) Hamel	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Corallina elongata</i> J. Ellis et Solander	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cruoria cruoriaeformis</i> (P. Crouan et H. Crouan) Denizot	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Falkenbergia rufo-lanosa</i> (Harvey) F. Schmitz stage	+	+	+	+	+	–	–	+
<i>Gelidella caicicola</i> Maggs et Guiry	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gelidium maggsiae</i> Rico et Guiry	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gracilaria gracilis</i> (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Halacrahnion ligulatum</i> (Woodward) Kützing	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) Lamouroux	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Kallymenia reniformis</i> (Turner) J. Agardh	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Liebmannia leveillei</i> J. Agardh	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Peyssonnelia</i> spp.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pterocladia capillacea</i> (Gmelin) Santelices et Hommersand	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodothamnella floridula</i> (Dillwyn) Feldmann	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stenogramme interrupta</i> (C. Agardh) Montagne ex Harvey	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar	+	+	+	+	–	–	–	–

Presence (+) and absence (–) recorded for each species and period are given. Wi-Sp, winter-spring (March); Sp, spring (April, May); Sp-Su, spring-summer (June); Su, summer (July, August); Su-Au, summer-autumn (September); Au, autumn (October, November); Au-Wi, autumn-winter (December); Wi, winter (January–February).

**Cladophora rupestris* cited in this work is now assigned to the new species *Cladophora rhodolithicola* Leliaert (Leliaert et al. accepted).

found in shallower parts of the beds. The maërl forms were mostly spheroidal and ellipsoidal, with discoidal forms less abundant. The increase in discoidal form frequency in deeper areas is in agreement with Bosence (1976, 1983b) and Steller and Foster (1995), who observed that maërl movement declines with depth due to the decrease in water motion. Moreover, sedimentation increases with depth and the substratum becomes less suitable for downward growth.

Bosence (1976) indicated that open-branched forms are more abundant in quiet areas. Type III was the most common branch density type in our study (for all shape classes: spheroidal, ellipsoidal and discoidal) at shallow and deeper sites. In contrast, Steller and Foster (1995) and Foster et al. (1997) observed decreasing branch density (BD) with increasing depth; we did not find such a correlation.

The associated flora at our site comprised 137 species. According to the recent update of the Galician maërl-associated flora (Peña and Bárbara 2008), we found more than 50% of the total of algal species recorded in all Galician beds (137 vs. 226, Table 6). The floristic richness of the maërl bed off Benencia Island is similar to those reported in the Galician beds located in the Islas Atlánticas National Park (130 species; Peña and Bárbara 2006b). These beds in Islas Atlánticas National Park extend across three archipelagos (Sálvora, Ons and Cíes), and the floristic richness of Benencia Island beds (137 species) exceeds that in each of the protected archipelagos (Sálvora 102, Ons 88 and Cíes 95). The maërl beds in the National Park occupy 1600 ha (Sálvora 600, Ons 500 and Cíes 500); hence, Benencia Island (215 ha) is clearly an outstanding maërl area within the Galician beds.

Table 6 Number of species (life history stages included) of Cyanobacteria, Rhodophyta, Ochrophyta and Chlorophyta in maërl beds of the British Isles (Farnham and Jephson 1977, Blunden et al. 1981, Maggs 1983, Birkett et al. 1998, BIOMAEERL Team 1999, De Grave and Whitaker 1999, De Grave et al. 2000), Brittany (Jacquotte 1962, Cabioch 1969, Blunden et al. 1977, 1981, Hily et al. 1992, BIOMAEERL Team 1999), Galicia (Peña and Bárbara 2008) and Benencia Island (present study).

	Cyanobacteria	Rhodophyta	Ochrophyta	Chlorophyta	Total
British Isles	1	132	30	23	186
Brittany	4	111	43	14	172
Galicia	9	160	36	27	226
Benencia Island	1	108	15	13	137

Based on our comparison of floristic richness among Atlantic temperate maërl beds (Table 6), Benencia Island can be considered a very diverse locality (137 species). The high cover of red algae in the maërl bed we studied has also been reported previously in other sites (Maggs 1983, Ballesteros 1988, Soto 1990, Hily et al. 1992, Birkett et al. 1998, BIOMAERL Team 1999, Steller et al. 2003, Bárbara et al. 2004). The associated flora off Benencia Island has 88 species in common with beds of the British Isles and Brittany, and includes species largely confined to this biome: *Crucoria cruciataformis*, *Gelidiella calcicola* and *Gelidium maggsiae* (Maggs and Guiry 1987, 1989, Birkett et al. 1998). A total of 43 species of associated algae have been found only in Galician maërl beds, e.g., *Bonnemaisonia clavata* Hamel, *Chondria scintillans* Mazoyer, *Desmarestia dudresnayi* Lamouroux ex Lémán, *Erythroglussum lusitanicum* André, *Griffithsia schousboei* Montagne, *Pleonosporium flexuosum* (C. Agardh) Bornet, *Ptilothamnion sphaericum* (P. Crouan et H. Crouan) Maggs et Hommersand, *Tiffaniella capitatum* (Schousboe ex Bornet) Doty et Meñez.

Several non-native species, such as *Dasya sessilis* Yamada, *Heterosiphonia japonica* Yendo, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt and *Undaria pinnatifida*, were also detected in the study area. *Chrysomenia wrightii* (Harvey) Yamada at site 11 is a new record for the European Atlantic coast (Bárbara et al. 2007). Alien species are widely distributed through intensive aquaculture (Ribera and Boudouresque 1995, Eno et al. 1997, Verlaque 2002, ICES 2005) on the Galician coast (Bárbara et al. 2005, Peña and Bárbara 2006a, 2008).

The seasonal variations in the associated flora affect the structural complexity of the Benencia Island maërl bed. Algal species richness increased in spring-summer seasons and decreased in winter, as found in other European Atlantic maërl beds (Cabioc'h 1969, Maggs 1983, Birkett et al. 1998, Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2006b). In other areas, such as the Gulf of California, the highest richness in the associated maërl flora (36 species) occurs in winter, likely due to the unfavorable environmental conditions in summer (Steller et al. 2003). Within the associated flora of the maërl bed off Benencia Island, crustose and several turf-like species were present throughout the year, whereas other species were only present in specific periods. Cabioc'h (1969) also described a marked increase and dominance of the vegetation stratum designated IIb (algal species 8–25 cm long) during summer in the maërl beds of Morlaix Bay (Brittany). Other authors have related variation in the structural complexity of the associated flora in temperate Atlantic maërl beds to the presence of species with heteromorphic life histories that are present on maërl in winter as a cryptic phase (crustose forms) (Maggs 1983, Bárbara et al. 2004). Off Benencia Island, the occurrence of species with heteromorphic life histories is very low, and this may be different from other maërl bed sites. Bárbara et al. (2004) studied a Galician maërl bed at 10–16 m, while Maggs (1983) studied two shallow maërl beds (down to 10 m) in the British Isles. Relative depth and latitudinal location may play important roles in the seasonal variations among temperate Atlantic maërl beds. Further studies on the Atlantic Iberian maërl beds

involving a wider depth gradient are necessary to determine the relationship between depth and community structure for comparison with other geographic areas.

The present study indicates that the maërl bed off Benencia Island has been preserved during the last 40 years; its extent and maërl cover has not been negatively affected by surrounding mussel rafts. Despite the influx of non-native species, associated floral richness is high. The optimal conservation status of the maërl bed (large areal extent and high maërl cover), the occurrence of a maërl beach unique in the Iberian Peninsula, the record of *Mesophyllum* sp. as a new maërl-forming species and the high richness of the associated flora indicate the ecological value of this bed on the Atlantic European coast. It should be included in future proposals for Natura 2000 sites and conservation schemes for Atlantic Iberian maërl beds.

Acknowledgements

We are grateful to Rafael Riosmena-Rodríguez, both anonymous reviewers and Dr. Anthony R.O. Chapman for their helpful comments on the manuscript. We also thank Pilar Díaz, Marta Tibaldo, Javier Cremades and Oscar Freire for helping us with the fieldwork. This study was supported by the projects PGI-DIT03PXB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER).

References

- Adey, W.H. and D.L. McKibbin. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnion coralloides* Crouan in the Ría de Vigo. *Bot. Mar.* 13: 100–106.
- Ballesteros, E. 1988. Composición y estructura de los fondos de maërl de Tossa de Mar (Gerona, España). *Collect. Bot.* 17: 161–182.
- Bárbara, I., J. Cremades and M.C. López Rodríguez. 1992. *Tiffaniella capitatum* (Ceramiaceae, Rhodophyta) en las costas atlánticas de Europa. *Cryptogam., Algol.* 13: 291–299.
- Bárbara, I., J. Cremades and A.J. Veiga. 2004. A floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Bot. Complutensis* 28: 35–46.
- Bárbara, I., J. Cremades, S. Calvo, M.C. López Rodríguez and J. Dosil. 2005. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales Jard. Bot. Madrid* 62: 69–100.
- Bárbara, I., V. Peña, P. Díaz and J. Cremades. 2007. *Chrysomenia wrightii* (Rhodymeniales, Rhodophyta) a new alien species for the Atlantic European coast. *Book of Abstracts of the 4th European Phycological Congress*: 85.
- Barberá, C., C. Bordehore, J.A. Borg, M. Glémarec, J. Grall, J.M. Hall-Spencer, C.H. De la Huz, E. Lanfranco, M. Lastra, P.G. Moore, J. Mora, M.E. Pita, A.A. Ramos-Esplá, M. Rizzo, A. Sánchez-Mata, A. Seva, P.J. Schembri and C. Valle. 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: 65–76.
- Basso, D. 1996. Adaptive strategies and convergent morphologies in some Mediterranean coralline algae. *Boll. Soc. Paleont. Ital.* 3: 1–8.
- BIOMAERL Team. 1999. *Final report. Biomaerl project*. University Marine Biological Station, Isle of Cumbrae. 973 pp.
- Birkett, D.A., C.A. Maggs and M.J. Dring. 1998. Maërl Biotopes (V). *An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs*. Scottish

- Association for Marine Science, UK Marine SACs Project. 117 pp.
- Blake, C. and C.A. Maggs. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maërl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *J. Phycol.* 42: 606–612.
- Blunden, G., W.F. Farnham, N. Jephson, R.H. Fenn and B.A. Plunkett. 1977. The composition of maërl from the Glenan Islands of Southern Brittany. *Bot. Mar.* 20: 121–125.
- Blunden, G., W.F. Farnham, N. Jephson, C.J. Barwell, R.H. Fenn and B.A. Plunkett. 1981. The composition of maërl beds of economic interest in Northern Brittany, Cornwall and Ireland. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 10: 651–656.
- Bosellini, A. and R.N. Ginsburg. 1971. Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* 79: 669–682.
- Bosence, D.W. 1976. Ecological studies on two unattached coralline algae from western Ireland. *Palaeontology* 19: 365–395.
- Bosence, D.W. 1983a. Description and classification of rhodoliths (rhodoids, rhodolites). In: (T.M. Peryt, ed.) *Coated grains*. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg. pp. 217–224.
- Bosence, D.W. 1983b. The occurrence and ecology of recent rhodoliths. In: (T.M. Peryt, ed.) *Coated grains*. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg. pp. 225–242.
- Cabioc'h, J. 1965. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux Mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Bot. Mar.* 9: 33–53.
- Cabioc'h, J. 1969. Les fonds de maërl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cah. Biol. Mar.* 10: 139–161.
- Cabioc'h, L. 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.* 9: 642–669.
- Cadée, G.C. 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. *Zool. Verh.* 95: 1–46.
- Cremades, J., I. Bárbara and A.J. Veiga. 1997. *Amphiroa vanboscii* (Corallinales, Rhodophyta) on European Atlantic coasts. *Cryptogam., Algal.* 18: 11–17.
- De Grave, S. and A. Whitaker. 1999. A census of maërl beds in Irish waters. *Aquat. Conserv.* 9: 303–311.
- De Grave, S., H. Fazakerley, L. Kelly, M.D. Guiry, M. Ryan and J. Walshe. 2000. A study of selected maërl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Mar. Resource Ser.* 10: 1–44.
- Denizot, M. 1968. *Les algues floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées)*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 309 pp.
- Dixon, P.S. and L.M. Irvine. 1977. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 1 Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. HMSO, London. 252 pp.
- Eno, N.C., R.A. Clark and W.G. Sanderson. 1997. *Non-native marine species in British waters: a review and directory*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough. 83 pp.
- Farnham, W.F. and N.A. Jephson. 1977. A survey of the maërl beds of Falmouth (Cornwall). *Brit. Phycol. J.* 12: 119.
- Farrow, G.E., M. Cucci and T.P. Scoffin. 1976. Calcareous sediments on the nearshore continental shelf of western Scotland. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 76B: 55–76.
- Feldmann, J. and G. Hamel. 1936. Floridées de France VII Gélidiales. *Rev. Algol.* 9: 85–140.
- Fletcher, R.L. 1987. *Seaweeds of the British Isles. Volume 3. Part 1. Fucophyceae (Phaeophyceae)*. HMSO, London. 359 pp.
- Foster, M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659–667.
- Foster, M.S., R. Riosmena-Rodríguez, D.L. Steller and W.J. Woelkerling. 1997. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. *Geol. Soc. Am. Bull.* 318: 127–139.
- Gayral, P. 1966. *Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur l'écologie, la biologie et la systématique des algues marines*. Editions Doin-Deren & Cie, Paris. 633 pp.
- Goldberg, N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperance Bay, Western Australia. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 86: 1291–1296.
- Grall, J. 2003. *Fiche de synthèse sur les biocénoses: les bancs de maërl*. Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer. IFREMER, UBO, Brest. pp. 1–20.
- Grall, J. and M. Glémarec. 1997. Biodiversité des fonds de maërl en Bretagne: approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie Milieu* 47: 339–349.
- Grall, J. and J.M. Hall-Spencer. 2003. Problems facing maërl conservation in Brittany. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: 55–64.
- Hall-Spencer, J.M. and P.G. Moore. 2000. Scallop dredging has profound, long-term impacts on maërl habitats. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 1407–1415.
- Hall-Spencer, J.M., J. Grall, P.G. Moore and R.J.A. Atkinson. 2003. Bivalve fishing and maërl-bed conservation in France and the UK – retrospect and prospect. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: 33–41.
- Hall-Spencer, J.M., N. White, E. Gillespie, K. Gillham and A. Foggo. 2006. Impact of fish farms on maërl beds in strongly tidal areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 326: 1–9.
- Harvey, A., W. Woelkerling, T. Farr, K. Neill and W. Nelson. 2005. Coralline algae of central New Zealand. An identification guide to common "crustose" species. *NIWA Information Ser.* 57: 1–145.
- Hily, C., P. Potin and J.Y. Floch. 1992. Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 85: 115–130.
- Holmgren, P.K., N.H. Holmgren and L.C. Barnett. 1990. *Index herbariorum. Part I: The Herbaria of the World*. New York Botanical Garden, New York. 693 pp.
- ICES. 2005. *Report of the working group on introductions and transfers of marine organism (WGITMO)*. ICES CM2005/ACME:05. International Council for the Exploration of the Sea. 173 pp.
- IMPACT (Oslo and Paris Conventions for the Prevention of marine Pollution Working Group on Impacts on the Marine Environment). 1988. *Marine habitat reviews presented by the United Kingdom*. English Nature, Peterborough.
- Irvine, L.M. 1983. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 2A Cryptonemiales sensu stricto, Palmariales, Rhodomeniales*. HMSO, London. 113 pp.
- Irvine, L.M. and Y.M. Chamberlain. 1994. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1 Rhodophyta. Part 2B, Corallinales, Hildenbrandiales*. HMSO, London. 276 pp.
- Jacquotte, R. 1962. étude des fonds de maërl de Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. End.* 26: 141–235.
- Karmenos, N.A., P.G. Moore and J.M. Hall-Spencer. 2003. Substratum heterogeneity of dredged vs. undredged maërl grounds. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 83: 411–413.
- Koeman, R.P.T. 1985. *The taxonomy of Ulva Linnaeus, 1753, and Enteromorpha Link, 1820, (Chlorophyceae) in the Netherlands*. Drukkerij van Denderen B.V., Groningen. 201 pp.
- Koldijk, W.S. 1968. Bottom sediments of the Ria de Arosa (Galicia, NW Spain). *Leidsche Geol. Meded.* 37: 77–134.
- Leliart, F., C. Boedeker, V. Peña, F. Bunker, H. Verbruggen and O. De Clerck. Accepted. *Cladophora rhodolithicola* sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maërl beds. *Eur. J. Phycol.*
- Lemoine, M.P. 1910. Répartition et mode de vie du Maërl (*Lithothamnium calcareum*) aux environs de Concarneau (Finistère). *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 1: 1–28.
- Littler, M.M., D.S. Littler D.S. and M.D. Hanisak. 1991. Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 150: 163–182.

- Maggs, C.A. 1983. A seasonal study of seaweed communities on subtidal maërl (unattached coralline algae). *Prog. Underwater Sci.* 9: 27–40.
- Maggs, C.A. and M.D. Guiry. 1987. *Gelidiella calcicola* sp. nov. (Rhodophyta) from the British Isles and Northern France. *Brit. Phycol. J.* 22: 417–434.
- Maggs, C.A. and M.D. Guiry. 1989. A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae. *Brit. Phycol. J.* 24: 253–269.
- Maggs, C.A. and M.H. Hommersand. 1993. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1 Rhodophyta. Part 3A Ceramiales*. HMSO, London. 464 pp.
- Marrack, E. 1999. The relationship between water motion and living rhodolith beds in the Southwestern Gulf of California, Mexico. *Palaios* 14: 159–171.
- Martin, S., J. Clavier, J.-M. Guarini, L. Chauvaud, C. Hily, J. Grall, G. Thouzeau, F. Jean and J. Richard. 2005. Comparison of *Zostera marina* and maërl community metabolism. *Aquat. Bot.* 83: 161–174.
- Martin, S., J. Clavier, L. Chauvaud and G. Thouzeau. 2007. Community metabolism in temperate maërl beds. I. Carbon and carbonate fluxes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335: 19–29.
- Miranda, F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Bolet. R. Soc. Esp. Hist. Nat., Sec. Biol.* 34: 165–180.
- Mora, J. 1980. *Poblaciones bentónicas de la ría de Arosa*. Thesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, Spain. 335 pp.
- OSPAR Commission. 2006. *Case reports for the initial list of threatened and/or declining species and habitats in the OSPAR maritime area*. OSPAR Commission, Biodiversity Series, London. 150 pp.
- Otero-Schmitt, J. and J.L. Pérez-Cirera. 2002. Infralittoral benthic biocenoses from northern Ría de Muros, Atlantic coast of northwest Spain. *Bot. Mar.* 45: 93–122.
- Peña, V. and I. Bárbara. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). *An. Biol.* 26: 21–27.
- Peña, V. and I. Bárbara. 2006a. *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta), a new alien species for the European Atlantic coasts. *Anales Jard. Bot. Madrid* 63: 13–26.
- Peña, V. and I. Bárbara. 2006b. Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *N. A. C. C. (Biol.)* 15: 7–25.
- Peña, V. and I. Bárbara. 2008. Maërl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 339–366.
- Peña, V., I. Bárbara and P. Díaz-Tapia. 2006. Disturbance effects on the Galician subtidal maërl beds (NW Spain) by mussel aquaculture. *Book of Abstracts of the 1st European Congress of Conservation Biology*. 147.
- Peña, V., Adey, W., R. Riosmena-Rodríguez and I. Bárbara. 2007. The occurrence of unattached spheroidal plants of *Mesophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in an Atlantic maërl bed and their taxonomic affinities with *M. erubescens* and with *M. canariense*. *Book of Abstracts of the 4th European Phycolological Congress*: 92.
- Potin, P., J.Y. Floch, C. Augris and J. Cabioch. 1990. Annual growth rate of calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia* 204/205: 263–267.
- Ribera, M.A. and C. Boudouresque. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanism and impact. *Prog. Phycol. Res.* 11: 187–268.
- Riosmena-Rodríguez, R., W.J. Woelkerling and M.S. Foster. 1999. Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, Mexico. *Phycologia* 38: 401–417.
- Riosmena-Rodríguez, R., D.L. Steller, G. Hinojosa-Arango and M.S. Foster. In press. Reefs that rock and roll: the biology and conservation of rhodolith beds. In: (University of Arizona and Arizona-Sonora Desert Museum) *Biodiversity and conservation of the Sea of Cortez*. University of Arizona Press, Phoenix, AZ.
- Rivera, M.G., R. Riosmena-Rodríguez and M. Foster. 2004. Edad y crecimiento de *Lithothamnion muelleri* (Corallinales, Rhodophyta) en el suroeste del Golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 30 (1B): 235–249.
- Sánchez-Mata, A. and J. Mora. 2000. A review of marine aquaculture in Spain: production, regulations and environmental monitoring. *J. Appl. Ichthyol.* 16: 209–213.
- Sneed, E.D. and R.L. Folk. 1958. Pebbles in the lower Colorado river Texas, study in particle morphogenesis. *J. Geol.* 66: 114–150.
- Soto, J. 1990. Vegetación algal sobre sustrato móvil de la zona circalitoral del sureste de la Península Ibérica; una aproximación. *Fol. Bot. Misc.* 7: 43–49.
- Steller, D.L. and M.S. Foster. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 201/212.
- Steller, D.L., R. Riosmena-Rodríguez, M.S. Foster and C.A. Roberts. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: 5–20.
- Verlaque, M. 2002. Morphology and reproduction of *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta): an introduced Asiatic species thriving in Thau Lagoon (France, Mediterranean Sea). *Phycologia* 41: 612–618.
- Wilson, S., C. Blake, J.A. Berges and C.A. Maggs. 2004. Environmental tolerances of free-living coralline algae (maërl): implications for European marine conservation. *Biol. Conserv.* 120: 279–289.
- Woelkerling, W.J., L.M. Irvine and A. Harvey. 1993. Growth-forms in non-geniculate Coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *Aust. Syst. Bot.* 6: 277–293.
- Xunta de Galicia. 2007. Decreto 88/2007. Catálogo de especies amenazadas. DOG: 7409-7422. Available at www.xunta.es.

Received 6 February, 2008; accepted 10 July, 2008; online first 7 November, 2008

2.- Distribution of the Galician maërl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of areas in future conservation actions of the Galician maërl (2009, aceptado). *Cahiers de Biologie Marine* 50(4): 353-368.

Resumen:

Se presenta la distribución de los fondos de maërl en Galicia (NO Península Ibérica). Se muestrearon un total de 8 rías gallegas, mediante draga y buceo autónomo, desde el intermareal inferior hasta 47 m de profundidad, desde noviembre de 2003 a junio de 2009. Se encontró maërl en 5 rías (Ferrol, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo). Se registraron un total de 111 bancos de maërl (21.78 km²), desde intermareal inferior a 41 m. El 65% del total del maërl se encontró en la Ría de Arousa. La ratio de maërl vivo/muerto más elevada ocupó un área de 8.66 km². El tamaño del maërl y sus morfotipos fueron obtenidos a partir de bancos de maërl presentes en un intervalo de profundidad de 1-28 m. La variación en abundancia de cada morfotipo de maërl fue dependiente del gradiente de profundidad. El maërl esferoidal fue abundante en fondos de maërl someros (1-4 m) mientras que el maërl discoidal incrementó su abundancia con la profundidad. La cobertura de maërl (%) y la ratio de maërl vivo/muerto (%) así como la localización de territorio marino protegido y zonas de acuicultura fueron representados usando sistemas de información geográfica (GIS). Dentro de las áreas marinas protegidas, se localizaron 23 bancos de maërl con una superficie de 6 km². En las proximidades de zonas de acuicultura se encontraron 34 bancos de maërl (3.58 km²). Se detectó un paralelismo en la distribución de algunos bancos de explotación marisquera y la de fondos de maërl. Finalmente, se proponen 19 áreas de maërl para ser incluidas en futuras acciones de conservación del maërl en Galicia.



Distribution of the Galician maerl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of areas in future conservation actions

Viviana PEÑA and Ignacio BÁRBARA

*Laboratorio de Algas Marinas, Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias,
Universidad de A Coruña, Campus de A Zapateira S/N, 15007, A Coruña, Spain*

Corresponding author: V. Peña. Fax: +34981167065. E-mail: vpena@udc.es

Abstract: The distribution of maerl beds in Galicia (NW Spain) is presented. Eight Galician rías were sampled by dredge and SCUBA diving from lower intertidal to 47 m, from November 2003 to June 2009. Maerl was found in five rías (Ferrol, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra and Aldán, and Vigo). A total of 111 maerl beds (21.78 km²) was recorded from lower intertidal to 41 m. 65% of the total maerl was found in the Ría de Arousa. The highest alive/dead maerl ratio occupied an area of 8.66 km². Maerl size and shape were obtained from beds ranging 1-28 m. Variation in the abundance of each maerl shape class was dependent on the depth gradient. The spheroidal maerl was abundant in shallower maerl beds (1-4 m) whereas the discoidal maerl increased along the depth. Maerl cover (%) and the alive/dead maerl ratio (%) as well as the location of protected sites and aquaculture areas were plotted using GIS system. Within protected sites, 23 maerl beds were located with a total extension of 6 km². In the vicinity of aquaculture areas, 34 maerl beds were located (3.58 km²). Several potential areas exploited for bivalve extraction matched with distribution of the Galician maerl beds. A total of 19 maerl areas was proposed for future conservation actions of the Galician maerl.

Résumé : *Distribution des bancs de maerl de Galice et de leurs classes de forme (côtes atlantiques de la péninsule ibérique) : proposition de sites pour de futures actions de conservation du maerl de Galice.* La distribution des bancs de maerl en Galice (Nord-ouest de l'Espagne) est présentée. L'aire d'étude comprend huit rías galiciennes qui ont été échantillonnées par dragage et plongée autonome depuis le bas de l'intertidal jusqu'à 47 m, de novembre 2003 à juin 2009. Des bancs de maerl ont été trouvés dans cinq rías galiciennes (Ferrol, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra et Aldán, et Vigo). Un total de 111 bancs de maerl (21,78 km²) a été trouvé, depuis le bas de la zone intertidale jusqu'à 41 m. 65% du maerl galicien a été trouvé dans la Ría de Arousa. Le ratio maerl vivant/mort le plus élevé occupe une aire de 8,66 km². La taille et la morphologie du maerl ont été mesurées à partir de bancs situés entre 1 et 28 m. L'abondance de chaque classe morphologique du maerl est dépendante de la profondeur. Le maerl sphéroïdal est abondant dans les bancs de maerl peu profonds (1-4 m) alors que le maerl discoïdal augmente avec la profondeur. La couverture de maerl (%), le ratio maerl vivant/mort (%) et l'emplacement des régions protégées et des zones d'aquaculture ont été situés grâce à un système d'information géographique (SIG). Dans les régions protégées, 23 bancs de maerl ont été localisés sur une surface totale de 6 km². A proximité des zones d'aquaculture, 34 bancs de maerl ont été trouvés (3,58 km²). Plusieurs zones potentielles d'extraction de bivalves sont situées dans les bancs de maerl. Il est proposé d'inclure un total de 19 bancs de maerl dans de futures actions de conservation du maerl en Galice.

Keywords: Maerl beds • Rhodolith • Distribution • Conservation • Morphologies • Atlantic Iberian Peninsula

Reçu le 1 septembre 2009 ; accepté après révision le 12 novembre 2009.
Received 1 September 2009; accepted in revised form 12 November 2009.

Introduction

Maerl beds are mostly subtidal deposits composed of unattached coralline red algae with very slow growth (Adey & McKibbin, 1970; Blake & Maggs, 2003) which occur on the European coasts from exposed areas on the open sea to sheltered areas with weak current (Hall-Spencer et al., 2008). Hydrodynamic conditions and depth are involved in the resulting maerl shape (spheroidal, discoidal, and ellipsoidal) as well as internal factors not related with water motion (Bosence, 1976; Steller & Foster, 1995; Foster et al., 1997; Peña & Bárbara, 2008a; Basso et al., 2009; Rosas-Alquicira et al., 2009).

On the Atlantic European coast, most of the known distribution of maerl beds came from works carried out in restricted study areas (Cabioc'h, 1969; Bosence, 1976) or from reviews that comprised results from local studies (Hall-Spencer et al., 2008; UNEP, 2009). Large-scale studies focused on maerl beds distribution are scarce and some of them include modern mapping techniques such as acoustic and video surveys (De Grave et al., 2000; Hall-Spencer et al., 2008). For the Atlantic European coasts, Hall-Spencer et al. (2008) pointed out that maerl beds were recorded in 96 fifty-km squares along the OSPAR region. In the Mediterranean region, UNEP (2009) estimated that the facies termed as coralligenous and maerl occupied an area of approximately 1500 km².

Maerl beds are considered an important habitat for European coastal areas due to their high associated diversity (BIOMAERL Team, 1999). Despite the fact that several studies suggested that maerl should not be considered a renewable resource due to its slow growth rate and accumulation (BIOMAERL Team, 2003), maerl beds are threatened by human activities such as direct exploitation, aquaculture, eutrophication, bottom fisheries, mooring of recreational boats, construction of coastal structures and introduction of non-native species (BIOMAERL Team, 1999 & 2003; Hall-Spencer et al., 2006 & 2008; Peña & Bárbara 2008b). In order to protect the maerl, the more common maerl-forming species (*Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin and *Lithothamnion corallioides* (P.L. Crouan & H.M. Crouan) P.L. Crouan & H.M. Crouan) were listed in the Annex V of the European Community Habitats Directive 1992 as species whose exploitation requires management. In addition, the maerl community is included under specific habitats listed in the Annex I ("sandbank covered by seawater all the time" and "large shallow inlets and bays"). In the Mediterranean, the Regulations (EC) No 1967/2006 and APA/79/2006 protect maerl beds from trawling fisheries. Given the decline of the European maerl beds and current protection measures, BIOMAERL Team (2003) pointed out that the status of the maerl-forming species should be upgraded, and maerl beds should be recognized as specific habitat in the Annex I.

In Galicia (NW Spain), the maerl beds are mainly composed of *Phymatolithon calcareum* and *Lithothamnion corallioides* (Adey & McKibbin, 1970; Peña & Bárbara, 2004). Both species are listed in the Galician Catalogue of Threatened Species (Decreto 88/2007) as "vulnerable" species (species whose exploitation requires management). In addition, unattached specimens of *Mesophyllum* sp. were recently recorded in the Ría de Arousa (Peña & Bárbara, 2008a). The distribution and extent of the Galician maerl beds is unknown despite the fact that former maerl references were made in the early XXth (Miranda 1934). Later, other studies (Seoane-Camba & Campo-Sancho, 1968; Adey & McKibbin, 1970; Urgorri et al., 1992; BIOMAERL Team, 1999; Otero-Schmitt & Pérez-Cirera, 2002) have provided locations from different Galician rías, particularly from the Ría de Arousa (Koldijk, 1968; Bárbara et al., 2004). According to these references, maerl beds are mostly located in soft bottoms designated as gravels by the Admiralty charts. Galician maerl is known under different terms ("arneste", "brujal", "coral", "escoira") by local fishermen who gather commercial bivalve species on maerl beds such as *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758), *Aequipecten opercularis* (Linnaeus, 1758), *Chlamys varia* (Linnaeus, 1758) and *Venerupis* spp. Based on the shellfish exploitation plans published by the Galician Government, bottom dredging for the extraction of scallops and other bivalve species such as *Aequipecten opercularis* and *Venerupis rhomboides* (Pennant, 1777) are employed within several rías, especially in the Ría de Arousa. In addition, traditional fisheries on subtidal shellfish areas are carried out in the Galician region; it consists of digging the substrate using different types of rakes with several teeth up to 19 cm long (called "rastros", "raños", "ganchas"). Whereas bottom dredges are employed by 269 fishing boats in Galicia, the traditional fisheries comprised 2621 boats. Besides, the traditional fisheries are allowed for a wider period than scallops dredging and, also, involved other activities on sea bottoms such as digging and ploughing as well as the removal of potential predators on bivalves. On the other hand, scallop extraction is strongly regulated by the Galician Government due to the potential content in the ASP (Amnesic Shellfish Poisoning) toxin.

The study of long-term changes in several Galician maerl beds (Peña & Bárbara, 2008b) showed the deterioration of several beds placed in the vicinity of mussel aquaculture areas. Their sensitivity to aquaculture is particularly high due to the deposit of detritus and fine sediment that cause the burial of maerl beds (BIOMAERL Team, 1999; Wilson et al., 2004; Hall-Spencer et al., 2006; Peña et al., 2006; Riul et al., 2008).

Given the negative impacts of aquaculture on maerl beds and the interaction between the location of several maerl beds and bottom fisheries, it is necessary to know their

distribution and extent along the Galician coast in order to incorporate them in the Galician coastal management. Our aims were to: (i) provide their distribution and estimated area along the Galician coast in terms of cover (%) and alive/dead maerl ratio (%), (ii) compare the Galician distribution with other European distribution areas, (iii) study the size of the Galician maerl and their variation in shape along depth gradient, and (iv) select maerl areas that should be taken into account in future proposals on marine coastal conservation.

Materials and Methods

The sampling area comprised eight Galician rias (Fig. 1): Ría de Viveiro, Ría do Barqueiro, Ría de Ferrol, Ría de Camariñas, Ría de Muros-Noia, Ría de Arousa, Rías de Pontevedra and Aldán, and Ría de Vigo. From November 2003 to June 2009, a total of 1117 surveys were carried out along the Galician rias (853 by dredging and 264 by SCUBA diving) which means a sampling area of 301.28 km² from the lower intertidal to 47 m depth. Following previous information about maerl beds location as well as the sea bottom types provided in the Admiralty charts, surveys were mainly focused on soft bottoms, but other areas with hard substrate bottoms were sampled as well. Maerl beds were delimited using radial dredging surveys (25-m long track with Naturalist's dredge that entered into the maerl bed up to 20 cm depth) outward known maerl areas. Underwater transects by SCUBA diving were also carried out using a scooter. Adjacent maerl beds were considered as separated when the distance between them was more than 200 m. Geographical coordinates of each site were obtained using a portable GPS. During each survey the depth, type of substrate, presence/absence of maerl, cover of maerl (%) and alive/dead maerl ratio (%) were recorded. Maerl samples from dredging were placed into a tray in order to estimate the cover of maerl (%) and alive/dead maerl ratio (%). Living maerl was identified by pigmentation (pink in living maerl, white in dead maerl). During the SCUBA samplings, these data were recorded using quadrats of 3125 cm³ (25x25x5 cm deep). In addition, it was also recorded the thickness of living maerl layer (cm) by excavating the surface layer at the time of quadrat collection, as well as the presence of ripples. From each ría, the maerl beds detailing the maerl cover (divided into four cover classes: 1-25%, 26-50%, 51-75% and 76-100%) and the alive/dead maerl ratio (divided into five classes: 0% living maerl, 1-25%, 26-

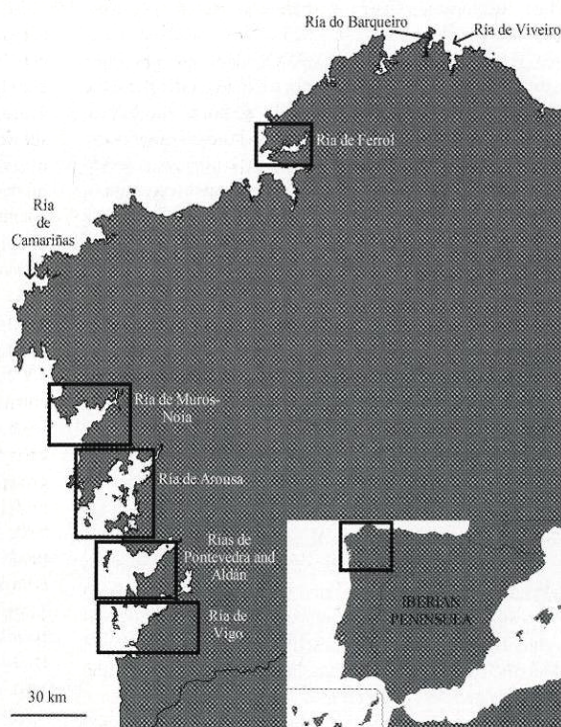


Figure 1. Location of the Galician rias studied. Maerl beds occur in the Galician rias marked with rectangles.

Figure 1. Localisation des rias galiciennes étudiées. Les bancs de maerl présents sont figurés par des rectangles.

50%, 51-75% and 76-100%) as well as the location of protected sites and aquaculture areas were plotted using Arc View GIS. In order to illustrate the location of shallower (< 20 m) and deeper beds (> 30 m), bathymetric lines for 20 m and 30 m were plotted according to the nautical charts.

Maerl size and shape maerl classes were determined for 130 samples from Galician beds located at the depth range 1-28 m: 2 samples from Ría de Ferrol (11-13 m), 5 from Ría de Muros Noia (8-14 m), 70 from Ría de Arousa (1-26 m), 25 from Ría de Pontevedra (5-28 m) and 28 from Ría de Vigo (4-28 m). Maerl individuals ($n = 20-30$) from each bed were measured along the three axes (longest dimension -LD-, intermediate dimension -ID- and shortest dimension -SD-, Foster et al., 1997) in order to calculate the sphericity according the method of Sneed & Folk (1958). The relationship between the obtained frequencies for each maerl shape class along depth was tested using chi-square test for the obtained contingency table.

Based on these results, several Galician maerl areas

which are located outside of marine protected sites were proposed for their conservation. For each selected maerl area, it was provided several features about the maerl bed (extent, maerl cover and alive/dead maerl ratio) and its significance in the Galician rías. In addition, the human activities able to disturb the maerl in each area were indicated according to the main negative impacts detected on maerl beds such as the mussel aquaculture, bottom fisheries, construction of coastal structures and the introduction of non-native species. The potential impact of bottom fisheries was studied through the comparison of shellfish areas included in exploitation plans published by the Galician Government with the distribution of the Galician maerl beds. Local legislation related with the extraction of commercial bivalve species was also consulted.

Results

A total of 111 maerl beds was delimited in five Galician rías (Figs 2-6): Ría de Ferrol (3), Ría de Muros-Noia (13), Ría de Arousa (43), Rías de Pontevedra and Aldán (29), and Ría de Vigo (23). They were located within the rías associated to points, bays, islets and channels among small archipelagos. The most exposed maerl beds were found along the eastern side of the archipelagos Sálvora, Ons and Cíes situated in the entrance of the rías de Arousa, Pontevedra and Vigo, respectively. The maerl beds reported in the Ría de Aldán (Fig 5) were new records. In the central channel of the rías maerl beds were not recorded except in the Ría de Ferrol (Fig. 2). They were also absent from the inner part of the rías. Ripples were observed in a wide depth range (2-15 m) while megaripples were only registered in the Ons Archipelago at 13 m depth (Ría de Pontevedra). In these cases, the living maerl occurred in the furrows whereas the dead maerl occurred on the crests.

The Galician maerl beds consisted of pure deposits of non-geniculate coralline algae or mixed with gravel, sand, pebbles and, occasionally, with fine sediment. The depth of the Galician beds ranged from the low intertidal to 41 m depth (Table 1). The depth range varied according to the ría, showing in the Ría de Arousa the widest depth range (0-41 m) as well as a maerl intertidal beach composed of deposits of dead maerl drifted from the maerl bed off Benencia Island. The Galician maerl beds occupied an estimated area of approximately 21.78 km² (Table 1). The 65% of the total Galician maerl was recorded in the Ría de Arousa (14.20 km²). Other important maerl areas were found in the Ría de Vigo (3.31 km²) and Ría de Pontevedra and Aldán (2.64 km²). Regarding to the maerl cover classes (%) obtained for the maerl beds, the cover class 1-25% was the most abundant one (9.09 km²) followed by the cover class 76-100% (6.80 km²). Both maerl cover classes were widely extended in the Ría de Arousa, particularly the highest cover class (76-100%, 5.38 km², Table 1). The alive/dead maerl ratio classes recorded as well as their depth range were variable (Table 2, Figs 7-11). The highest alive/dead maerl ratio (76-100% living maerl) occupied an area of 8.66 km² (39.7% of the total Galician maerl area). Except in the Ría de Arousa (Fig. 9), in the rest of the rías were recorded several maerl areas composed of dead maerl (0% living maerl, Figs 7-8 & 10-11); their extent was estimated to 0.31 km² (1.4% of the total Galician maerl area). The thickness of the living maerl was variable according to the ría: Ría de Ferrol (1 cm), Ría de Muros-Noia (up to 10 cm), Ría de Arousa (up to 20 cm), Ría de Pontevedra and Aldán (up to 5 cm) and Ría de Vigo (up to 10 cm).

The Galician maerl is fruticose, the thallus size (mean \pm standard deviation) ranged from 1.47 ± 0.33 cm (at 10 m depth) to 2.95 ± 0.59 cm (at 23 m depth). The abundance of shape classes also varied along the depth (Fig. 12A). Results obtained for the chi-square test indicated that frequencies of maerl shape classes were not independent of

Table 1. Maerl beds extension and depth range in the Galician rías (Ría de Ferrol, Ría de Muros-Noia, Ría de Arousa, Rías de Pontevedra and Aldán, and Ría de Vigo). Maerl areas were estimated for the maerl cover classes: 1-25%, 26-50%, 51-75% and 76-100%.

Tableau 1. Étendue des bancs de maerl et gamme de profondeur de chaque ría galicienne (Ría de Ferrol, Ría de Muros-Noia, Ría de Arousa, Rías de Pontevedra et Aldán, et Ría de Vigo). Les surfaces de maerl ont été estimées selon les classes suivante de recouvrement : 1-25%, 26-50%, 51-75% et 76-100%.

Cover classes (%)	Ría de Ferrol		Ría de Muros-Noia		Ría de Arousa		Rías de Pontevedra and Aldán		Ría de Vigo		TOTAL	
	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)
1-25	0.12	8-21	1.08	5-32	4.90	0-41	2.00	2-32	0.99	1-28	9.09	0-41
26-50	0.05	11-13	0.13	6-20	1.43	2-38	0.21	5-20	0.71	3-24	2.53	2-38
51-75	-	-	0.19	13-23	2.49	1-24	0.13	6-21	0.55	5-20	3.35	1-24
76-100	-	-	0.07	8-17	5.38	2-26	0.29	6-18	1.06	4-16	6.80	2-26
TOTAL	0.17	8-21	1.47	5-32	14.20	0-41	2.64	2-32	3.31	1-28	21.78	0-41

V. PEÑA, I. BÁRBARA

357

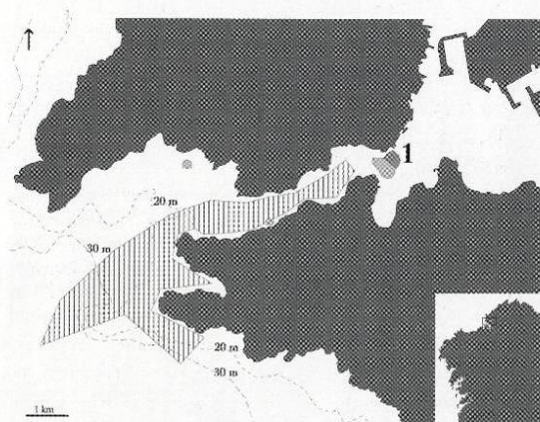


Figure 2. Maerl beds distribution in the Ría de Ferrol. The location of the Natura 2000 site “Costa Ártabra” is also presented. One maerl area located in this ría (1) is proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 2. Distribution des bancs de maerl dans la Ría de Ferrol. La localisation du site Natura 2000 “Costa Ártabra” est également représentée. Un site sélectionné dans la ría (1) a été proposé pour la protection du maerl galicien.

Maerl cover classes	
	76-100%
	51-75%
	26-50%
	1-25%
	Aquaculture areas
	National Parks and Natura 2000 sites

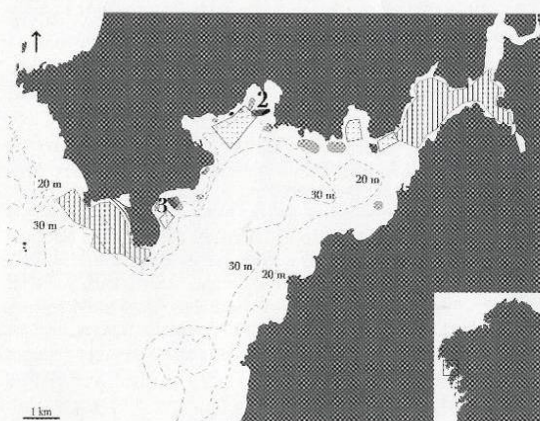


Figure 3. Maerl beds distribution in the Ría de Muros-Noia. The location of Natura 2000 sites “Lagoa e Monte Louro” (outer part) and “Esteiro do Tambre” (inner part) and aquaculture areas is also presented. Two representative maerl areas located in this ría (2-3) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 3. Distribution des bancs de maerl dans la Ría de Muros-Noia. La localisation des sites Natura 2000 “Lagoa e Monte Louro” (extérieur) et “Esteiro do Tambre” (intérieur) et des zones d’aquaculture est également présentée. Deux sites sélectionnés dans la ría (2-3) ont été proposés pour la protection du maerl galicien.



Figure 4. Maerl beds distribution in the Ría de Arousa. The location of the Sálvora Archipelago (Islas Atlánticas National Park), the Natura 2000 site “Complexo Ons-Grove” and the aquaculture areas are also presented. Eight representative maerl areas located in this ría (4-11) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 4. Distribution des bancs de maerl dans la Ría de Arousa. La localisation de l’archipel de Sálvora (Parc National de Islas Atlánticas), du site Natura 2000 “Complexo Ons-O Grove” et des zones d’aquaculture sont également représentées. Huit zones sélectionnées dans la ría (4-11) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

358

MAERL BEDS IN THE ATLANTIC IBERIAN PENINSULA

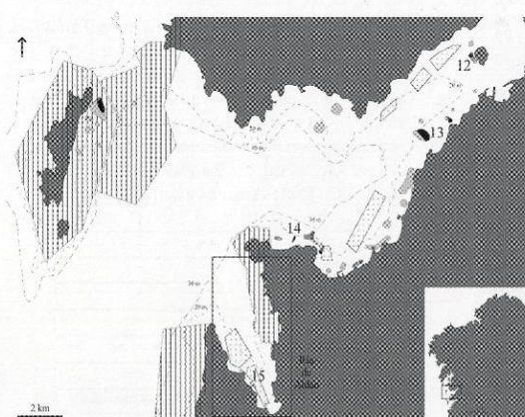


Figure 5. Maerl beds distribution in the Rías de Pontevedra and Aldán. The location of the Ons Archipelago (Islas Atlánticas National Park), the Natura 2000 site “Complejo Ons-Grove” and aquaculture areas are also presented. Four representative maerl areas located in this ria (12-15) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 5. Distribution des bancs de maerl dans les Rías de Pontevedra et Aldán. La localisation de l’archipel de Ons (Parc National de Islas Atlánticas), du site Natura 2000 “Complejo Ons-O Grove” et des zones d’aquaculture sont également représentées. Quatre régions sélectionnées dans la ria (12-15) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

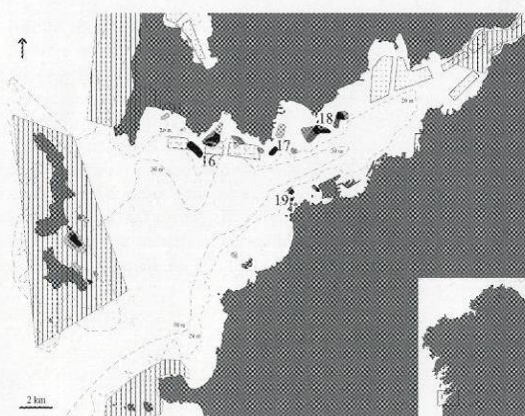


Figure 6. Maerl beds distribution in the Ría de Vigo. The location of the Cíes Archipelago (Islas Atlánticas National Park), the Natura 2000 sites “Costa de Vela” (outer part, north), “Illas Estelas” (outer part, south) and “Ensenada de San Simón” (inner part) and aquaculture areas are also presented. Four representative maerl areas located in this ria (16-19) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 6. Distribution des bancs de maerl dans la Ría de Vigo. La localisation de l’archipel de Cíes (Parc Nacional des Iles atlantiques), des sites Natura 2000 “Costa de Vela” (extérieur, nord), “Illas Estelas” (extérieur, sud) et “Ensenada de San Simón” (intérieur), ainsi que des zones d’aquaculture sont également présentées. Quatre régions sélectionnées dans la ria (16-19) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

Table 2. Areas and depth range for alive/dead maerl ratio classes (0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% and 76-100%) in the Galician rias (Ría de Ferrol, Ría de Muros-Noia, Ría de Arousa, Rías de Pontevedra and Aldán, and Ría de Vigo).

Tableau 2. Surfaces estimées et gamme de profondeur pour les classes de rapport maerl vivant/mort (0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% et 76-100%) de chaque ria galicienne (Ría de Ferrol, Ría de Muros-Noia, Ría de Arousa, Rías de Pontevedra et Aldán, et Ría de Vigo).

Alive/dead maerl ratio classes (%)	Ría de Ferrol		Ría de Muros-Noia		Ría de Arousa		Rías de Pontevedra and Aldán		Ría de Vigo		TOTAL	
	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)	Area (km ²)	Depth (m)
0	0.02	21	0.17	14-32	-	-	0.11	7-27	0.02	7	0.31	7-27
1-25	0.10	11-13	0.12	5-23	0.46	0-38	0.24	2-28	0.18	10-28	1.11	2-38
26-50	0.01	8	1.03	6-18	5.17	1-23	1.23	3-32	1.53	1-28	8.97	0-32
51-75	-	-	-	-	1.73	1-20	0.22	7-21	0.76	5-18	2.71	1-21
76-100	0.04	13	0.15	5-16	6.84	1-41	0.82	2-26	0.82	4-19	8.66	1-41
TOTAL	0.17	8-21	1.47	5-32	14.20	0-41	2.64	2-32	3.31	1-28	21.78	0-41

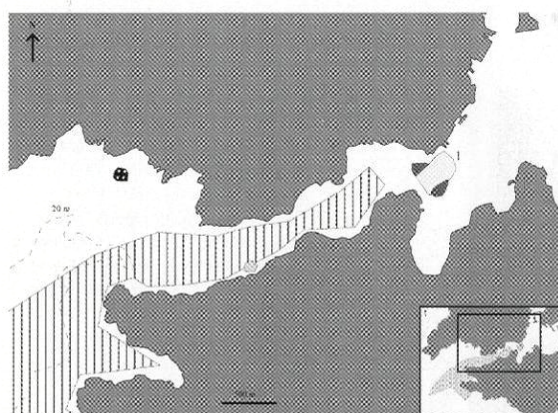


Figure 7. Distribution of the alive/dead maerl ratio in the Ria de Ferrol. The location of the Natura 2000 site “Costa Ártabra” is also presented. One maerl area (1) is proposed to be included in future conservation actions in this ria.

Figure 7. Distribution des rapports de maerl vivant/mort dans la Ria de Ferrol. La localisation du site Natura 2000 “Costa Ártabra” est également présentée. Une région sélectionnée (1) a été proposée pour futures actions de conservation dans la ria.

Alive/dead maerl ratio (%)	
	76-100%
	26-50%
	1-25%
	0 %
	Aquaculture areas
	National parks and Natura 2000 sites

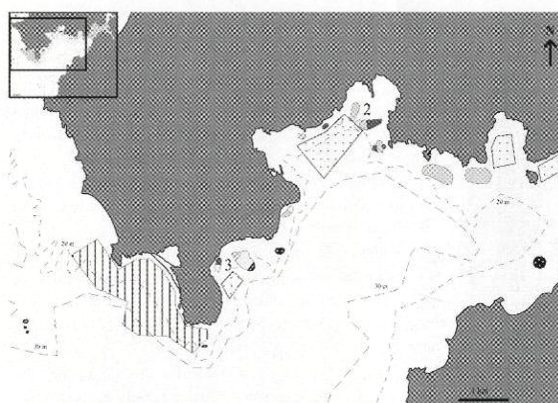


Figure 8. Distribution of the alive/dead maerl ratio in the Ria de Muros-Noia. The location of Natura 2000 sites “Lagoa e Monte Louro” (outer part), “Esteiro do Tambre” (inner part) and aquaculture areas is also presented. Two representative maerl areas located in this ria (2-3) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 8. Distribution des rapports de maerl vivant/mort dans la Ria de Muros-Noia. La localisation des sites Natura 2000 “Lagoa e Monte Louro” (extérieur), “Esteiro do Tambre” (intérieur) et des zones d’aquaculture est également présentée. Deux régions sélectionnées dans la ria (2-3) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

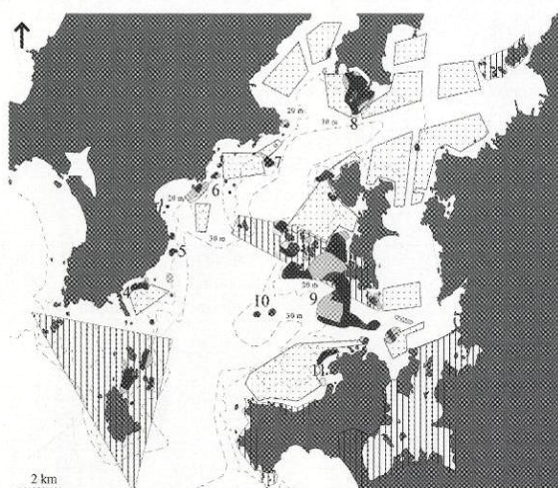


Figure 9. Distribution of the alive/dead maerl ratio in the Ria de Arousa. The location of the Sálvora Arquipelago (Islas Atlánticas National Park), the Natura 2000 site “Complexo Ons-Grove” and aquaculture areas is also presented. Eight representative maerl areas located in this ria (4-11) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 9. Distribution des rapports de maerl vivant/mort dans la Ria de Arousa. La localisation de l’archipel de Sálvora (Parc National de Islas Atlánticas), du site Natura 2000 “Complexo Ons-O Grove” et des zones d’aquaculture est également présentée. Huit régions sélectionnées dans la ria (4-11) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

360

MAERL BEDS IN THE ATLANTIC IBERIAN PENINSULA

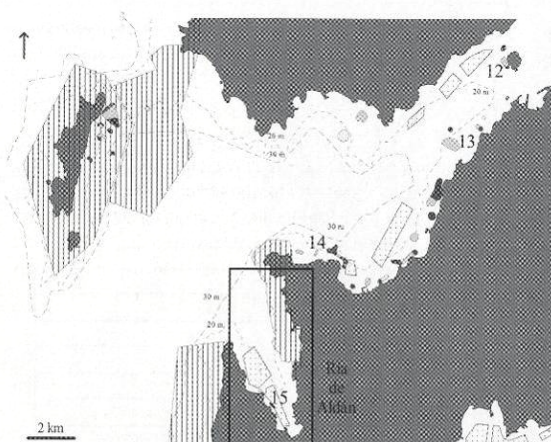


Figure 10. Distribution of the alive/dead maerl ratio in the Ría Pontevedra and Aldán. The location of the Ons Arquipelago (Islas Atlánticas National Park), the Natura 2000 site “Complejo Ons-Grove” and aquaculture areas are also presented. Four representative maerl areas located in this ría (12-15) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 10. Distribution des rapports de maerl vivant/mort dans la Ría de Pontevedra et Aldán. La localisation de l’archipel de Ons (Parc National de Islas Atlánticas), du site Natura 2000 “Complejo Ons-O Grove” et des zones d’aquaculture sont également présentées. Quatre régions sélectionnées dans la ría (12-15) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

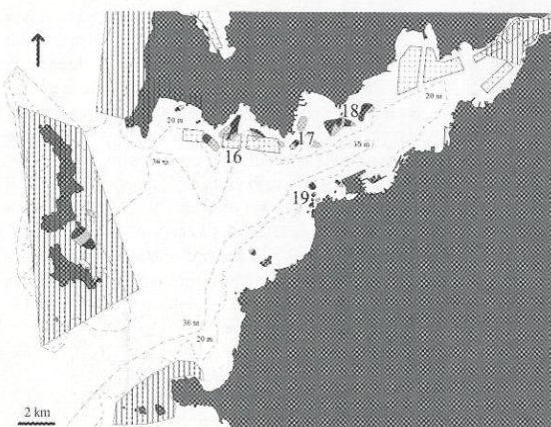


Figure 11. Distribution of the alive/dead maerl ratio in the Ría de Vigo. The location of the Cies Arquipelago (Islas Atlánticas National Park), the Natura 2000 sites “Costa de Vela” (outer part, north), “Illas Estelas” (outer part, south) and “Ensenada de San Simón” (inner part), and aquaculture areas is also presented. Four representative maerl areas located in this ría (16-19) are proposed to be included in future conservation actions of Galician maerl.

Figure 11. Distribution des rapports de maerl vivant/mort dans la Ría de Vigo. La localisation de l’archipel de Cies (Parc National des Iles atlantiques), des régions Natura 2000 “Costa de Vela” (extérieur, nord), “Illas Estelas” (extérieur, sud) et “Ensenada de San Simón” (intérieur) ainsi que des zones d’aquaculture sont également présentées. Quatre régions sélectionnées dans la ría (16-19) ont été proposées pour la protection du maerl galicien.

Table 3. Maerl beds extension and depth range within protected sites (both Natura 2000 sites “Costa Ártabra” and “Complejo Ons-Grove”, and Islas Atlánticas National Park). Maerl areas were estimated for the maerl cover classes: 1-25%, 26-50%, 51-75% and 76-100%.

Tableau 3. Étendue des bancs de maerl et gamme de profondeur dans les régions protégées (les deux Aires Natura 2000 “Costa Ártabra” et “Complejo Ons-Grove” et Parc National des Islas Atlánticas). Les surfaces de maerl ont été estimées pour les classes suivantes de recouvrement de maerl : 1-25%, 26-50%, 51-75% et 76-100%.

Maerl cover classes (%)	Natura 2000 sites		Islas Atlánticas National Park			Total Area (km ²) / depth (m)
	Costa Ártabra Area (km ²) / depth (m)	Complejo Ons-Grove Area (km ²) / depth (m)	Sálvora Archipelago Area (km ²) / depth (m)	Ons Arquipelago Area (km ²) / depth (m)	Cies Arquipelago Area (km ²) / depth (m)	
1-25	0.01/8	0.70/2-41	0.45/3-13	0.47/11-27	0.48/7-26	2.11/2-41
26-50	-	0.19/3	-	0.02/14	0.14/8-23	0.35/3-23
51-75	-	0.07/1-13	0.17/7-9	0.03/10	0.10/8-20	0.37/1-20
76-100	-	2.40/3-26	0.55/4-12	0.05/13-16	0.17/9-15	3.17/3-26
TOTAL	0.01/8	3.36/1-41	1.17/3-13	0.57/10-27	0.89/7-26	6.00/1-41

the collection depth (chi-square = 1863.98, $p < 0.001$). The spheroidal maerl was abundant (51-62% of the total) in the depth range 1-4 m (Fig. 12B). At deeper beds (4-28 m, Fig. 12C), the discoidal shape was frequently recorded (38-72% of the total), although the lowest percentage (38%) was detected at 24 m depth (Fig. 12D). The ellipsoidal shape was variable along the depth gradient, from 6% (1 m) to 43% (12 m).

Concerning the protected marine sites, only the Islas Atlánticas National Park (Sálvora Archipelago in the Ría de Arousa, Ons Archipelago in the Ría de Pontevedra and Cíes

Archipelago in the Ría de Vigo) and two Natura 2000 sites ("Costa Artabra" in the Ría de Ferrol and "Complejo Ons-O Grove" extended along the rías de Arousa and Pontevedra) contained maerl beds (represented as lined areas, Figs 2-11). A total of 23 maerl beds were located within these protected sites, with a total extension of 6 km². The 56% (3.36 km²) of the protected maerl was located within the Natura 2000 site "Complejo Ons-O Grove" (Table 3), particularly in the Ría de Arousa that ranged from 1 to 41 m depth. Within this Natura 2000 site, maerl areas mixed with patches of the eelgrass *Zostera marina*

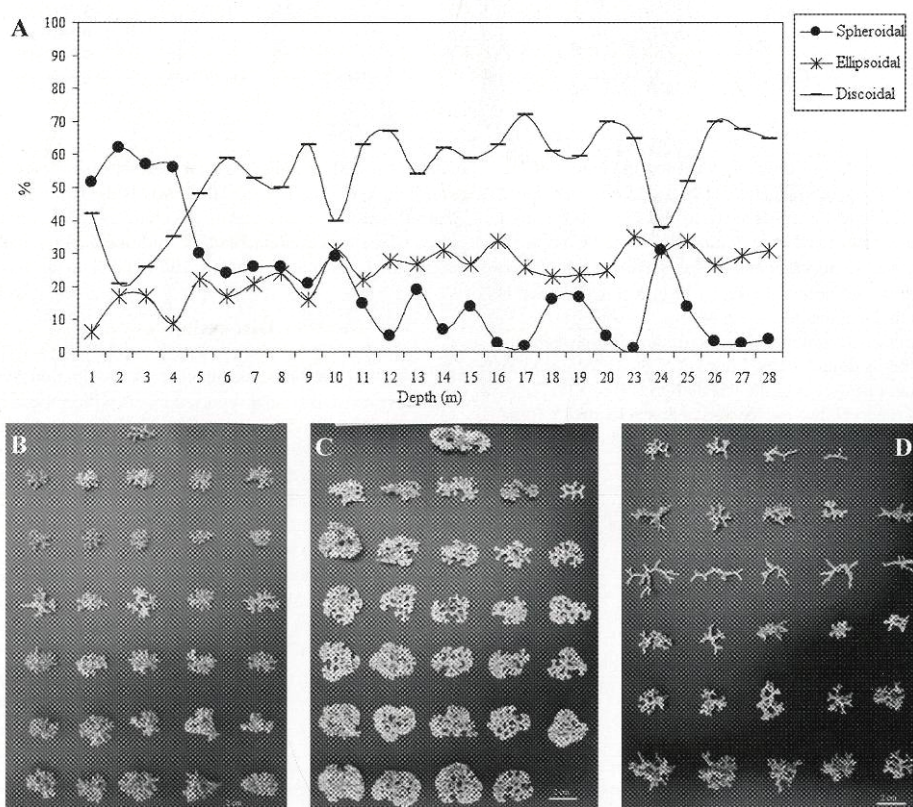


Figure 12. A. Galician maerl shape classes (spheroidal, ellipsoidal and discoidal, %) obtained from 130 samples from Galician beds along the depth range (1-28 m). B. Sample from the Ría de Arousa (2 m) mainly composed of spheroidal maerl. C. Sample from the Ría de Pontevedra (13 m) mainly composed of discoidal maerl. D. Sample from the Ría de Arousa (24 m) composed of similar proportion of spheroidal, discoidal and ellipsoidal shape classes.

Figure 12. A. Classes morphologiques du maerl (sphéroïdal, ellipsoïdal et discoïdal, %) observées aux bancs de maerl galiciens en gradient de profondeur (1-28 m). B. Échantillon composé principalement de maerl sphéroïdal (Ría de Arousa, 2 m). C. Échantillon composé principalement de maerl discoïdal (Ría de Pontevedra, 13 m). D. Échantillon composé d'une proportion semblable de maerl sphéroïdal, ellipsoïdal et discoïdal (Ría de Arousa, 24 m).

Table 4. Areas for alive/dead maerl ratio classes (0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% and 76-100%) and depth range within protected sites (both Natura 2000 sites "Costa Ártabra" and "Complexo Ons-Grove", and Islas Atlánticas National Park).

Tableau 4. Surfaces estimées pour les classes de rapport maerl vivant/mort (0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% et 76-100%) et gamme de profondeur dans les régions protégées (les deux aires Natura 2000 "Costa Ártabra" et "Complexo Ons-Grove", et Parc National de Islas Atlánticas).

Maerl cover classes (%)	Natura 2000 sites		Islas Atlánticas National Park			Total Area (km ²) / depth (m)
	Costa Ártabra Area (km ²) / depth (m)	Complexo Ons-Grove Area (km ²) / depth (m)	Sálvora Archipelago Area (km ²) / depth (m)	Ons Archipelago Area (km ²) / depth (m)	Cies Archipelago Area (km ²) / depth (m)	
0	-	-	-	0.01/27	0.01/7	0.02/7-27
1-25	-	0.24/14	-	-	0.13/10-23	0.37/10-23
26-50	0.01/8	2.11/2-6	0.38/3-13	0.32/10-24	0.37/8-26	3.19/2-26
51-75	-	0.51/1-13	-	0.04/14	0.13/9	0.68/1-14
76-100	-	0.50/3-41	0.79/4-12	0.20/13-26	0.25/7-19	1.74/3-41
TOTAL	0.01/8	3.36/1-41	1.17/3-13	0.57/10-27	0.89/7-26	6.00/1-41

Linnaeus were also detected. Concerning the extent of the alive/dead maerl ratio classes obtained (Table 4), large areas of the highest alive/dead maerl ratio (76-100% alive maerl) were recorded in the Natura 2000 site "Complexo Ons-O Grove" (3.36 km²) and in the Sálvora Archipelago (Islas Atlánticas National Park, 1.17 km²) at a wide depth range (up to 41 m depth).

Areas assigned to aquaculture, particularly mussel rafts (represented as dotted areas, Figs 3-6 & 8-11), occurred in the Galician rías except in the Ría de Ferrol (Figs 2 & 7). A total of 34 maerl beds were located in their vicinity: 5 in the Ría de Muros-Noia, 22 in the Ría de Arousa, 3 in the Ría de Pontevedra and Aldán and 4 in the Ría de Vigo. The depth range recorded was 6-24 m. The maerl area located near aquaculture areas was estimated in 3.58 km² (Table 5). The maerl cover classes 1-25% and 76-100% were the most extended (1.31 km² and 0.99 km², respectively, Figs 3-6). An area of 2.08 km² of the highest live/dead maerl ratio (76-100% living maerl) located in the vicinity of aquaculture areas would be vulnerable to burial by fine sediment (Figs 8-11). The comparison of the distribution of the Galician maerl beds and potential areas exploited for

bivalve extraction indicated that bottom fisheries could disturb several maerl beds. The maerl beds of the Ría de Arousa would be the most affected by both bottom fisheries, scallops dredging and the traditional extraction by raking, the latter more extended within the Galician rías.

Discussion

Our results of the Galician maerl beds distribution agree with previous studies that reported maerl within these rías (Miranda 1934, Koldijk, 1968; Seoane-Camba & Campo-Sancho, 1968; Adey & McKibbin, 1970; Urgorri et al., 1992; BIOMAERL Team, 1999; Otero-Schmitt & Pérez-Cirera, 2002, Bárbara et al., 2004). The only record of one maerl area off the Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt & Pérez-Cirera, 2002) was not found in the present study. A total of 111 maerl beds in the Galician rías that occupied an estimated area of 21.78 km² was recorded. Taking into account that the total area of the five Galician rías in which maerl was present (710 km²), the maerl beds represented only the 3% of the total area. 65% of the total Galician maerl was recorded in the Ría de Arousa (14.20 km²).

Table 5. Maerl beds extension in the vicinity of aquaculture areas in the Galician rías.

Tableau 5. Étendue des bancs de maerl aux proximités des zones d'aquiculture dans les rías galiciennes.

Maerl cover classes (%)	Ría de Muros-Noia (km ²)	Ría de Arousa (km ²)	Ría de Pontevedra and Aldán (km ²)	Ría de Vigo (km ²)	TOTAL (km ²)
1-25	0.14	1.05	0.05	0.08	1.31
26-50	0.05	0.28	0.01	0.17	0.51
51-75	0.08	0.59	0.01	0.08	0.76
76-100	0.07	0.46	0.01	0.45	0.99
TOTAL (km²)	0.33	2.57	0.09	0.78	3.58

Maerl beds detected within the Ría de Aldán were new records for this ría. The depth of the Galician beds ranged from lower intertidal to 41 m, including a maerl beach found in the Ría de Arousa which represents the unique report in the Iberian Peninsula (Peña & Bárbara 2008a). In the Ría de Arousa, large areas (6.84 km²) of the highest alive/dead maerl ratio (76-100% living maerl) were also recorded, followed by the rías of Pontevedra and Aldán, and Vigo (0.82 km² each ría). The thickest living maerl layer was also recorded in the Ría de Arousa (up to 20 cm), followed by the rías de Muros-Noia and Vigo (up to 10 cm), the Ría de Pontevedra and Aldán (up to 5 cm) and the Ría de Ferrol (1 cm).

The current number of Galician beds as well as the estimated maerl areas obtained for the Islas Atlánticas National Park does not match with results presented in previous studies (Peña & Bárbara, 2006 & 2008b). Those previous works did include those surveys carried out until 2006, therefore several large maerl areas such as in Ría de Arousa had not been well delimited and they were interpreted as different small beds (142 maerl beds). On the other hand, the recent application of GIS methods improved the estimation of maerl areas. Results obtained in the present study were much more precise than those indicated in Peña & Bárbara (2006) in which the extent of the maerl beds of the Islas Atlánticas National Park was overestimated (16 km² vs 2.63 km²). Compared to other Atlantic regions (Ireland, Brittany, Azores Island), the extent of the Galician beds (21.78 km²) was quite reduced if it is compared to Ireland (57 km², De Grave et al., 2000) and Brittany (179.41 km², Hall-Spencer et al., 2008), but much more extended than in the Azores (831 m², Rosas-Alquicira et al., 2009).

Most of the maerl beds were found associated to points, bays, islets and channels among small archipelagos. Their location within the rías was similar to those pointed out from northern European Atlantic areas such as Iceland, Norway, Ireland, Scotland and Brittany (Cabioch, 1969; Bosence, 1976; BIOMAERL Team, 1999; Hall-Spencer et al., 2006 & 2008), but at wider depth range in Galicia (lower intertidal to 41 m). The Galician maerl beds were sheltered from wave exposure but affected by currents. In several maerl beds ripples and even mega ripples generated by the increase of currents intensity during the storms was detected (García-Gil et al., 2000). It was estimated that maerl beds occurred under the range of 0.04-0.5 m s⁻¹ according to hydrographical studies of the Galician rías (Ruiz-Villareal et al., 2002; De Castro et al., 2004). The Galician maerl beds were frequently extended in soft bottom areas termed under the textural classes gravel and sand (Vilas et al., 2005). Their distribution was related with the carbonate content of marine sediments in the Rías de Arousa, Pontevedra and Vigo (Vilas et al., 2005). Likewise,

the maerl was also described as biotritidic sediment also termed "Lithothamnion rudite" in previous works from the Ría de Arousa (Koldijk, 1968; Mora, 1980).

The shape frequencies of the Galician maerl and their variation along depth were previously detected in one Galician maerl bed (Ría de Arousa) mainly composed of *Phymatolithon calcareum* (Peña & Bárbara, 2008a). The present study supported that frequencies of the Galician maerl shape classes were dependent on the depth. Whereas the spheroidal shape class was abundant at all shallower Galician beds (1-4 m), an increase in the discoidal shape class was detected at deeper beds (5-28 m), except at 24 m depth where spheroidal maerl increased again. However, the ellipsoidal maerl was variable along the depth gradient. The increase of the discoidal shape class at deeper beds was related with the reduction in water motion with depth, whereas the spheroidal maerl is considered an unstable form resulted from higher hydrodynamic conditions (Bosence, 1976; Steller & Foster, 1995). A recent review pointed out that most of the maerl specimens in shallow water beds were ellipsoidal to spheroidal (Basso et al., 2009). However, in the present study it was detected an increase in the frequency of the spheroidal shape at a deeper Galician bed (24 m). Internal factors were also pointed out in the interpretation of resulting shape and morphology of the maerl (Steller & Foster, 1995; Rosas-Alquicira et al., 2009). The increase of spheroidal maerl could be related with changes in the specific composition of the bed, although previous studies on maerl beds composed of mixed specimens of *P. calcareum* and *L. corallioides* related the variation in shape with hydrodynamic conditions (Bosence, 1976). In our study area, the surrounding maerl beds that are located at shallower depth range (1-15 m) follow the shape pattern explained by depth gradient, therefore the increase of the spheroidal maerl observed in a deep Galician bed (24 m) can be interpreted as an area with relatively high water motion.

A total of 18 Natura 2000 sites were established along 278 km² of the Galician coast (Ministerio de Medio Ambiente, 2008). Maerl was only present within three protected sites with a total extension of 6 km²: Islas Atlánticas National Park (composed of the archipelagos of Sálvora, Ons and Cíes) and two Red Natura 2000 sites ("Costa Ártabra" in the Ría de Ferrol and "Complejo Ons-Grove" in the Rías de Arousa and Pontevedra, and Aldán). The extent of highest alive/dead maerl ratio class (76-100% living maerl) was 1.74 km², which represented 20% of the total extent recorded in the Galician maerl beds. It is mainly distributed in the Sálvora Archipelago (Islas Atlánticas National Park, 0.79 km²) and Complejo Ons-O Grove (0.50 km²) at a wide depth range (up to 41 m). Taking into account that the total extent of the Galician maerl beds (21.78 km²) and the extension of maerl (6 km²) within

Table 6. Galician maërl beds selected as representative sites for future conservation actions. For each maërl site, it is provided the location, extent, depth range (m), type of substrate, main maërl bed features (cover -%, alive/dead maërl ratio -% and maximum thickness of living maërl layer -cm-, maërl-forming species and range of mean thallus size -cm-, mean \pm sd-), the significance including previous data from the literature and potential threats. ND: no data available (dredge samples).

Tableau 6. Bancs de maërl galiciens sélectionnés pour futures actions de conservation. La localisation, la surface, la gamme de profondeur, le type de substrat, les principales caractéristiques du maërl (couverture de maërl -%, rapport maërl vivant/mort -%, l'épaisseur maximum de la couche de maërl vivant -cm-, les espèces de maërl et la taille du maërl -cm-, moyenne \pm sd-), les particularités, y compris l'information tirée de la littérature, et les principales menaces pour chaque banc de maërl sont donnés. ND : données non disponibles (échantillons de drague).

N°	Ría	Site	Extent (km ²)	Depth range (m)	Substrate	Maërl Cover (%)	Alive/dead maërl ratio (%)	Maximum thickness of living maërl layer (cm)	Maërl-forming species and range of thallus size (cm)	Significance	Potential threats on maërl
1	Ferrol	Punta del Vispón-Punta Redonda	0.14	11-13	Maërl mixed with gravel, sand and mud	1-50	1-100	1	<i>P. calcareum</i> 1.56 \pm 0.45	-The largest maërl area within the northern Galician rias -Cited in Urgorri et al. (1992)	-Dredging to keep the channel navigable. -Change in local marine environment.
2	Muros-Noia	Ensenada de Bomale-Isa de Santa Catalina	0.40	6-20	Maërl mixed with gravel, mud and pebbles	5-95	5-90	10	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 2.54 \pm 0.61	-Large maërl area within the ria -High maërl cover, high alive/dead maërl ratio and thicker living maërl layer -Wide depth range	-Mussel aquaculture -Bottom fisheries (traditional)
3	Muros-Noia	Ensenada de San Francisco	0.33	5-32	Maërl mixed with gravel, mud and pebbles	1-70	5-95	ND	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 1.66 \pm 0.56	-No previous data in Literature -Large maërl area within the ria -High maërl cover and high alive/dead maërl ratio -Wide depth range -Cited in Otero-Schmitt & Pérez-Cirera (2002)	-Mussel aquaculture -Bottom fisheries (traditional) -Mooring of boats
4	Arousa	Playa Carreira-Punta del Castro	0.26	5-13	Maërl mixed with gravel and pebbles	10-80	50-95	ND	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 2.24 \pm 0.37	-High maërl cover and high alive/dead maërl ratio -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980)	-Mussel aquaculture -Traditional bottom fisheries
5	Arousa	Sinal del Castro-Punta Touro	0.22	10-13	Maërl mixed with gravel	5-99	50-99	ND	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 1.66 \pm 0.22 - 2.20 \pm 0.03 cm	-High maërl cover and high alive/dead maërl ratio -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980)	-Bottom fisheries (traditional)
6	Arousa	Isote Coroso-Ensenada de Palmetra	0.54	2-22	Maërl mixed with gravel, sand, mud and pebbles	5-99	5-100	10	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 2.06 \pm 0.38 - 2.81 \pm 0.55	-Large maërl area within the ria -High maërl cover, high alive/dead maërl ratio and thick living maërl layer -Wide depth range -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980)	-Mussel aquaculture, -Bottom fisheries (scallop dredging and traditional fisheries)
7	Arousa	Sinal del Maño	0.27	6-18	Maërl mixed with gravel, sand and mud	5-95	15-95	1	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 2.05 \pm 0.49 - 2.83 \pm 0.43	-High maërl cover and high alive/dead maërl ratio -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980)	-Mussel aquaculture, -Bottom fisheries (scallop dredging and traditional fisheries)
8	Arousa	Isla Benencia	2.15	0-18	Maërl mixed with gravel and sand	1-95	1-95	15	<i>P. calcareum</i> , <i>L. corallitoides</i> and <i>Mesophyllum</i> sp. 2.16 \pm 0.29 - 7.05 \pm 1.90	-Large maërl area within the ria -High maërl cover, high alive/dead maërl ratio and thick living maërl layer -Wide depth range -Cited in Koldijk (1968), Mora (1980) and Pella & Barbara (2008a)	-Mussel aquaculture -Bottom fisheries (traditional)

9	Arousa	Sur de A Illa-Bajo Pragueros- Bajo La Lobreira de Cambados Esqueiros- Bajo Los Mezos	2.63	3-24	Maerl mixed with gravel and pebbles	10-95	50-99	ND	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $1.73 \pm 0.3 - 2.41 \pm 0.34$	-Large maerl area within the ria. -High maerl cover and high alive/dead maerl ratio -Wide depth range -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980) -High maerl cover and high alive/dead maerl ratio -Deep maerl beds -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980)	-Bottom fisheries (scallop dredging and traditional fisheries) -Bottom fisheries (scallop dredging)
10	Arousa	Bajo Los Esqueiros- Bajo Los Mezos	0.15	20-25	Maerl mixed with gravel and pebbles	20-80	75-100	ND	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $2.37 \pm 0.60 - 2.95 \pm 0.59$		
11	Arousa	Negreirñas de Terra-O Grove	0.30	2-11	Maerl mixed with gravel	1-90	70-90	5	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $1.70 \pm 0.45 - 2.08 \pm 0.53$	-High maerl cover and high alive/dead maerl ratio -Cited in Koldijk (1968) and Mora (1980) -Location in the inner part of the ria	-Mussel aquaculture. -Traditional bottom fisheries -Change in local marine environment -Traditional bottom fisheries -Change in local marine environment (coastal construction). -Bottom fisheries (traditional).
12	Pontevedra y Aldán	Isla Tambo	0.08	7-11	Maerl mixed with gravel, sand, mud and pebbles	1-80	5-90	4	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $1.78 \pm 0.46 - 1.95 \pm 0.21$	-High maerl cover and high alive/dead maerl ratio -Cited in Miranda (1934) -Large maerl area within this ria -High maerl cover -Wide depth range -Cited in Miranda (1934)	-Mussel aquaculture. -Traditional bottom fisheries -Change in local marine environment (coastal construction). -Bottom fisheries (traditional).
13	Pontevedra y Aldán	Punta Moa- Aguete	0.33	7-22	Maerl mixed with gravel, sand, mud and pebbles	5-80	30-80	2	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $1.88 \pm 0.38 - 2.84 \pm 0.41$		
14	Pontevedra y Aldán	Punta Centolreira- Laxe de Herbosa	0.44	9-21	Maerl mixed with gravel, sand, mud and pebbles	5-95	50-95	4	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $1.94 \pm 0.48 - 2.54 \pm 0.50$	-One of the largest maerl area in this ria -High maerl cover and high alive/dead maerl ratio -Wide depth range	-Mussel aquaculture. -Bottom fisheries (scallop dredging and traditional fisheries) -Mussel aquaculture. -Traditional bottom fisheries
15	Pontevedra y Aldán	Isote Castiñeiro- Punta de Pintén- Playa de Arnelas	0.04	2-7	Maerl mixed with gravel and sand	1-10	10-90	ND	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . 1.51 ± 0.35	-Unique maerl areas detected within this ria	
16	Vigo	Bajo Castro de Barra- Ensenada de Liméns	0.92	1-28	Maerl mixed with gravel, sand and mud	5-100	5-90	10	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallioideus</i> . $1.94 \pm 0.31 - 2.84 \pm 0.50$	-Large maerl area within the ria. -High maerl cover, high alive/dead maerl ratio and thick living maerl layer -Wide depth range -Cited in Seoane-Camba & Campo-Sanchez (1968) and BIOMAERL Team (1999)	-Mussel aquaculture. -Bottom fisheries (scallop dredging and traditional fisheries)

17	Vigo	Punta Borneira- Ensenada de Cangas	0.37	8-19	Maerl mixed with gravel, sand, mud and pebbles	1-80	20-90	5	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 2.50 ± 0.47 - 2.69 ± 0.53	-High maerl cover and high alive/dead maerl ratio. -Wide depth range	-Mussel aquaculture. -Bottom fisheries (scallops dredging and traditional fisheries). -Change in local marine environment
18	Vigo	As Rodeiras- Con de Pego	0.79	4-12	Maerl mixed with gravel, sand, mud and pebbles	5-100	50-100	8	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 1.94 ± 0.90 - 2.38 ± 0.29	-Large maerl area within the ria. -High maerl cover, high alive/dead maerl ratio and thicker living maerl layer -Cited in Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968)	-Bottom fisheries (traditional)
19	Vigo	Cabo de Mar-Bouzas	0.19	3-11	Maerl mixed with gravel, sand and pebbles	30-95	50-95	5	<i>P. calcareum</i> and <i>L. corallitoides</i> . 1.71 ± 0.20 - 1.91 ± 0.31	-High maerl cover, high alive/dead maerl ratio and thicker living maerl layer -Cited in Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968) and Adey & McKibbin (1970)	-Change in local marine environment -Bottom fisheries (traditional)

protected sites, only 28% of the Galician maerl is susceptible to be included in management and conservation plans. In addition, 56% of the Galician protected maerl was located within the Natura 2000 site "Complexo Ons-O Grove" (3.36 km²); despite the fact that previous studies confirmed the presence of maerl (Koldijk, 1968; Mora, 1980; Bárbara et al., 2004), there is no hitherto reference about maerl beds in the description of this Natura 2000 site (Xunta de Galicia, 2002). Nowadays, only the maerl beds of the Islas Atlánticas National Park were specifically reported and, therefore, protection measures could be successfully applied (Ministerio de Medio Ambiente, 2005; Peña & Bárbara, 2006).

Anthropogenic activities such as the mussel aquaculture is involved in the increase of sedimentation rate and changes in the subtidal bottoms in the Galician rias (Vilas et al., 2005). According to Otero et al. (2006), the inner and middle parts of the Ría de Arousa are strongly affected by mussel biodeposits that reached up to 150 cm of thickness. The deposit of fine sediment causes the burial of maerl and a decrease in the primary production (Riul et al., 2008) due to the reduction in gaseous change around the maerl (Wilson et al., 2004). Previous studies in Galicia (BIOMAERL Team, 1999; Peña et al., 2006; Peña & Bárbara, 2008b) as well as in other Atlantic regions (Hall-Spencer et al., 2006) observed the decrease in maerl cover in the vicinity of mussel rafts and other aquaculture areas such as fish farms. The study of long-term changes in the Galician maerl beds indicated that most of the lost maerl areas and beds in which the maerl cover decreased were located near mussel rafts (Peña & Bárbara, 2008b). In the present study, we estimated that 3.58 km² of the Galician maerl beds (16% of the total Galician maerl) were located near the mussel rafts and, therefore, susceptible to be disturbed. 55% of the maerl located in the vicinity of mussel rafts corresponded to the highest alive/dead maerl ratio (2.08 km²). However, maerl beds composed only by dead maerl (0% living maerl) were also recorded in other areas without mussel rafts. Ripples and megaripples can occur in most of these areas located in exposed areas (Ons and Cies Archipelagos) or near the main channel of the rias where tidal flow is usually high (Ruiz-Villareal et al., 2002). The tendency of the dead maerl to occur on the crest of ripples and the living maerl in the furrows (BIOMAERL Team, 1999) could affect our results obtained by indirect methods such as dredging. In addition, bottom fisheries by scallops dredging or by traditional techniques (raking) could disturb several maerl beds. The comparison of the distribution of the Galician maerl beds and the potential areas exploited for bivalve extraction indicated areas of interaction, especially in the Ría de Arousa. However, further studies should be carried out in order to assess properly the effect of bottom fisheries on the Galician

maerl, particularly the traditional ones which are the most extended along the Galician rías.

The comparison of estimated maerl areas located within protected sites and those susceptible to be disturbed by mussel aquaculture points out that current protection of the Galician maerl is very scarce. Whereas 28% of the Galician maerl beds are susceptible to be protected, 16% of the Galician maerl is located in the vicinity of aquaculture areas. In addition, it was detected many interaction areas with bottom fisheries (scallops dredging and traditional bivalve fisheries) along the Galician rías that should be properly evaluated. Based on our results a total of 19 representative maerl areas located in different rías (Figs 2-11) were selected according to the main features recorded in the present study (extent, depth range, substrate, maerl cover, alive/dead maerl ratio, maximum thickness of living maerl layer, maerl-forming species and range of thallus size of the maerl), their relevance within the Galician rías and the potential threats detected (Table 6). These maerl areas have an extension of 10.55 km² and they have not been hitherto included in any protected Galician marine sites. We propose these 19 maerl areas in order to be taken into account in future actions towards the conservation of the European maerl beds.

Acknowledgements

This study was supported by the projects PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER). We thank Pilar Díaz, Marta Tibaldo, Javier Cremades and Oscar Freire for helping us in the field work. We also thank both anonymous referees and Pr. Dominique Davoult for their helpful comments on the manuscript, and Noela Sánchez for helping us with the translations into French.

References

- Adey W.H. & McKibbin D.L. 1970. Studies on the maerl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium corallioides* Crouan in the Ría de Vigo. *Botanica Marina*, **13**: 100-106.
- Bárbara I., Cremades J. & Veiga A.J. 2004. A floristic study of a maerl and gravel subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis*, **28**: 35-46.
- Basso D., Nalin R. & Campbell N. 2009. Shallow-water *Sporolithon* rhodoliths from North Island (New Zealand). *Palaios*, **24**: 92-103.
- BIOMAERL Team 1999. Final report. BIOMAERL project. University Marine Biological Station, Isle of Cumbrae. 973 pp.
- BIOMAERL Team 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**: 65-76.
- Blake C. & Maggs C.A. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maerl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia*, **42**: 606-612.
- Bosence D.W. 1976. Ecological studies on two unattached coralline algae from western Ireland. *Palaeontology*, **19**: 365-395.
- Cabioch J. 1969. Les fonds de maerl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers de Biologie Marine*, **10**: 139-161.
- De Castro M., Gómez-Gesteira M., Prego R. & Alvarez I. 2004. Ría-ocean exchange driven by tides in the Ría of Ferrol (NW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **61**: 15-24.
- De Grave S., Fazakerley H., Kelly L., Guiry M.D., Ryan M. & Walshe J. 2000. A study of selected maerl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Marine Resource Series*, **10**: 1-44.
- Foster M.S., Riosmena-Rodríguez R., Steller D.L. & Woelkerling W.J. 1997. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. *Geological Society of America*, **318**: 127-139.
- García-Gil S., Durán R. & Vilas F. 2000. Side scan sonar image and geologic interpretation of the Ría de Pontevedra seafloor (Galicia, NW Spain). *Scientia Marina*, **64**: 393-402.
- Hall-Spencer J.M., White N., Gillespie E., Gillham K. & Foggo A. 2006. Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Marine Ecology Progress Series*, **326**: 1-9.
- Hall-Spencer J.M., Kelly J. & Maggs C.A. 2008. Assessment of maerl beds in the OSPAR area and the development of a monitoring program. Ireland, Department of the Environment, Heritage and Local Government (DEHLG). 30 pp.
- Koldijk W.S. 1968. Bottom sediments of the Ría de Arosa (Galicia, NW Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, **37**: 77-134.
- Ministerio de Medio Ambiente 2005. Plan rector de uso y gestión del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. Gobierno de España.
- Ministerio de Medio Ambiente 2008. Red Natura 2000 en España. Gobierno de España. Available at <http://www.marm.es>.
- Miranda F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología*, **34**: 165-180.
- Mora J. 1980. Poblaciones bentónicas de la ría de Arosa. Doctoral Thesis, University of Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, Spain. 335 pp.
- Otero X.L., Calvo de Anta R.M. & Macías F. 2006. Sulphur partitioning in sediments and biodeposits below mussel rafts in the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). *Marine Environmental Research*, **61**: 305-325.
- Otero-Schmitt J. & Pérez-Cirera J.L. 2002. Infralittoral benthic biocenoses from northern Ría de Muros, Atlantic coast of northwest Spain. *Botanica Marina*, **45**: 93-122.
- Peña V. & Bárbara I. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnium corallioides* y *Phymatolithon calcareum* en dos bancos de maerl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). *Anales de Biología*, **26**: 21-27.
- Peña V. & Bárbara I. 2006. Los fondos marinos de maerl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *Nova Acta Científica*

- Compostelana (Bioloxia)*, **15**: 7-25.
- Peña V. & Bárbara I. 2008a.** Biological importance of an Atlantic maerl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Botanica Marina*, **51**: 493-505.
- Peña V. & Bárbara I. 2008b.** Maerl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **18**: 339-366.
- Peña V., Bárbara I., Díaz-Tapia P. 2006.** Disturbance effects on the Galician subtidal maerl beds (NW Spain) by mussel aquaculture. *Abstract book of the 1st European Congress of Conservation Biology*, p. 147.
- Riul P., Targino C.H., Da Nóbrega J., Teunis P. & Antunes P. 2008.** Decrease in *Lithothamnion* sp. (Rhodophyta) primary production due to the deposition of a thin sediment layer. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **88**: 17-19.
- Rosas-Alquicira E.F., Riosmena-Rodríguez R., Couto R.P. & Neto A.I. 2009.** New additions to the Azorean algal flora, with ecological observations on rhodolith formations. *Cahiers de Biologie Marine*, **50**: 143-151.
- Ruiz-Villareal M., Montero P., Tabuada J.J., Prego R., Leitaó P.C. & Pérez-Villar V. 2002.** Hydrodynamic model study of the Ría de Pontevedra under estuarine conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **54**: 101-113.
- Seoane Camba J. & Campo Sancho J. 1968.** Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, **7**: 333-344.
- Sneed E.D. & Folk R.L. 1958.** Pebbles in the lower Colorado river, Texas. A study in particle morphogenesis. *Journal of Geology*, **66**: 114-150.
- Steller D.L. & Foster M.S. 1995.** Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **194**: 201-212.
- United Nations Environment Program (UNEP) 2009.** *State of knowledge of the geographical distribution of the coralligenous and other calcareous bio-concretions in the Mediterranean*. UNEP, RAC/SPA, Tunis. 93 pp. Available at <http://www.rac-spa.org/nfp/>.
- Urgorri V., Troncoso J.S., Dobasro J.F. 1992.** Malacofauna asociada a una biocenosis de maerl en la ría de Ferrol (Galicia, NO España). *Anales de Biología (Biología Ambiental)*, **18**: 161-174.
- Vilas F., Bernabeu A.M. & Méndez G. 2005.** Sediment distribution pattern in the Rías Baixas (NW Spain): main facies and hydrodynamic dependence. *Journal of Marine Systems*, **54**: 261-276.
- Wilson S., Blake C., Berges J.A. & Maggs C.A. 2004.** Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation*, **120**: 279-289.
- Xunta de Galicia 2002.** Diario Oficial de Galicia. DOG: 15135-15136. Available at www.xunta.es.

CAPÍTULO 2. ESTUDIO FLORÍSTICO DE LOS FONDOS GALLEGOS DE MAËRL Y CASCAJO.

Introducción y antecedentes.

Tal como se indicó en el capítulo anterior, existen diversos antecedentes sobre la flora asociada a los fondos de maërl en las costas europeas. En cuanto a las especies formadoras, los fondos de maërl del Atlántico europeo están compuestos principalmente por cuatro especies: *Lithothamnion tophiiforme*, *L. glaciale*, *L. corallioides*, *Phymatolithon calcareum* y, de forma minoritaria, por otras nueve: *Lithophyllum dentatum* (con estatus taxonómico incierto, próximo a *L. incrustans*, Woelkerling 1985, Irvine & Chamberlain 1994), *L. racemus*, *L. fasciculatum*, *L. crouaniorum*, *Lithothamnion lemoineae*, *L. sonderi*, *Mesophyllum lichenoides*, *Neogoniolithon brassica-florida* y *Spongites fruticulosus* (Foslie 1895, Cotton 1912, Cabioc'h 1966, 1974, Adey 1968, Adey & McKibbin 1970, Adey & Adey 1973, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Hall-Spencer 1994, Woelkerling & Irvine 1986a,b, Irvine & Chamberlain 1994, Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, Grall 2003, Peña & Bárbara 2004, Adey *et al.* 2005, Rosas-Alquicira *et al.* 2009). A este conjunto de especies, hay que añadir *Mesophyllum sphaericum*, descrita como nueva especie en base al material recolectado en un fondo de maërl de Galicia (Peña *et al.* 2009b). En total, en la costa atlántica europea, se contemplan 14 especies formadoras de maërl y 6 géneros. En la costa mediterránea europea se conocen 6 géneros y 12 especies: *Lithothamnion corallioides*, *L. crispatum*, *L. minervae*, *L. philippii*, *L. valens*, *Phymatolithon calcareum*, *Lithophyllum dentatum*, *L. racemus*, *Mesophyllum alternans*, *Neogoniolithon brassica-florida*, *Spongites fruticulosus* y *S. ramulosa* (Lemoine 1915, Huvé 1955, Jacquotte 1962, Lewalle 1977, Ballesteros 1988, 1992, 1993b, Soto 1990, Basso 1994, 1998, Basso *et al.* 1996, 2004, Cabioc'h & Mendoza 1998, BIOMAERL Team 1999, Mannino *et al.* 2002, Bordehore *et al.* 2003, Bressan & Babbini 2003, Basso & Rodondi 2006, Braga & Aguirre 2009, Klein & Verlaque 2009). Las especies comunes a ambas regiones europeas son *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* junto con *Lithophyllum dentatum*, *L. racemus*, *Neogoniolithon brassica-florida* y *Spongites fruticulosus*.

Los estudios anatómicos sobre las especies formadoras de maërl son escasos, probablemente debido a la complejidad taxonómica que entraña este grupo de algas. En la costa atlántica europea, destacan los trabajos de Foslie (1895) Lemoine (1910), Cabioc'h (1966, 1968, 1972, 1974), Adey & McKibbin (1970), Adey & Adey (1973), Cabioc'h & Giraud (1978),

Woelkerling & Irvine (1986), Hall-Spencer (1994), Irvine & Chamberlain (1994), Cabioc'h & Mendoza (1998), Mendoza & Cabioc'h (1998) y Adey *et al.* (2005). En la costa mediterránea destacan los estudios de Lemoine (1915), Huvé (1955), Basso (1994, 1995), Bressan & Babbini (2003), Basso *et al.* (2004) y Basso & Rodondi (2006). En Galicia, un trabajo básico centrado en el estudio de especies formadoras de maërl es el realizado por Adey & McKibbin (1970) en la Ría de Vigo. En él se transfiere *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug al género *Phymatolithon* (como *P. calcareum*) basándose en criterios anatómicos, citológicos y reproductivos. Este trabajo también aporta una descripción anatómica completa de las dos principales especies formadoras de maërl en Galicia, *P. calcareum* y *Lithothamnion corallioides*, así como aspectos relacionados con la tasa de crecimiento de ambas, las cuales mostraron su máxima tasa de crecimiento en verano (hasta 5 $\mu\text{m día}^{-1}$ y 1.9 $\mu\text{m día}^{-1}$ en *P. calcareum* y *L. corallioides*, respectivamente) y su mínima tasa (incluso nula) durante los meses de invierno. Peña & Bárbara (2004) también aportaron descripciones de *P. calcareum* y *L. corallioides* procedentes de la Ría de Arousa basadas en caracteres macroscópicos y microscópicos de ambas especies, a lo que añaden información sobre las estructuras reproductoras.

El entramado que forman las ramificaciones del maërl ofrece múltiples nichos ecológicos para el asentamiento de una gran diversidad de organismos (flora y fauna) asociados a estas algas calcáreas (Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, 2003). En lo que respecta a la flora, destaca la gran variación de grupos morfofuncionales que la componen (Cabioc'h 1969, L'Hardy-Halos *et al.* 1973, Maggs & Irvine 1983, Birkett *et al.* 1998, Bárbara *et al.* 2004, Peña & Bárbara 2008b, 2010b). Otro aspecto relevante es la existencia de especies con ciclo de vida heteromórfico como *Atractophora hypnoides* y *Halarachnion ligulatum* (Maggs 1983, Maggs *et al.* 1983, Maggs & Guiry 1989) y especies características como *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Cladophora rhodolithicola* o la especie incrustante *Cruoria cruoriaeformis* que parecen estar confinadas a este tipo de fondos (Maggs 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Rico & Guiry 1997, Leliaert *et al.* 2009).

En cuanto a los antecedentes florísticos de Galicia, se han recopilado 17 trabajos en los que se hace referencia explícita a la flora asociada al maërl en Galicia. La mayoría de ellos forman parte de estudios más generales de vegetación bentónica, en los que aparecen citadas solamente aquellas especies más características y abundantes. El único trabajo centrado en el estudio de la epiflora del maërl fue realizado en un banco de la ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004).

Los primeros estudios sobre fondos de maërl en Galicia se realizaron en la Ría de Pontevedra a comienzos del siglo XX. En esta ría, Hamel (1928) aportó la primera cita de maërl

(como *Lithothamnium calcareum*) tras encontrarlo en Bueu, enredado en una red de pescadores. Junto al maërl y el cascajo recolectado, encontró ocho especies asociadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cryptonemia lomation*, *Gracilaria multipartita*, *Peyssonnelia dubyi*, *Scinaia interrupta*, *Laminaria ochroleuca* y *Saccorhiza polyschides*. En la misma ría, Miranda (1934) corroboró la presencia de fondos de maërl bajo el nombre de *Lithothamnion calcareum* o "arneste", tal como lo denominaban los pescadores locales. Este autor dio a conocer varias localidades (Isla Tambo, Punta Moa, Piedra Pelicas y Punta Festiñanzo) en las que herborizó 16 especies asociadas a fondos de maërl y cascajo; cabe destacar la presencia de *Cruoria cruoriaeformis* y *Peyssonnelia dubyi* como especies incrustantes. Asimismo, este autor citó *Ostreobium quekettii* asociado exclusivamente a cascajo. Años después, Miranda (1936) añadió *Dudresnaya verticillata* a la flora asociada de maërl en la Ría de Pontevedra. Valenzuela (2001), en la revisión del herbario de las recolecciones de Miranda, aportó *Cladophora hutchinsiae* a la flora asociada de maërl. Estos trabajos comprenden un total de 22 especies asociadas y resumen la poca información que se tenía acerca de los fondos de maërl y cascajo de la Ría de Pontevedra. Posteriormente, los estudios de maërl se centraron en las rías de Vigo y Arousa. Seoane-Camba (1960) citó la presencia generalizada de maërl (como *Lithothamnium calcareum*) a lo largo de la Ría de Vigo, incluyendo 22 especies asociadas para algunas de las cuales (*Calliblepharis jubata*, *Heterosiphonia plumosa*, *Plocamium cartilagineum*, *Pterosiphonia complanata*) asignó un "índice de sociabilidad" con el maërl. En la misma ría, Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968) realizaron las primeras prospecciones mediante buceo autónomo en fondos de maërl y cascajo en el contexto de un trabajo centrado en la distribución de estos fondos más que en el estudio de su flora asociada. Más tarde, Niell (1970) aportó otras dos especies (*Hypoglossum hypoglossoides* y *Halymenia latifolia*) a la flora asociada de maërl de la Ría de Vigo y citó la coexistencia de dos especies formadoras del maërl de Galicia, *Lithothamnium corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (como *Lithothamnium calcareum*). Paralelamente, en la Ría de Arousa, se realizaron trabajos multidisciplinarios en los que se incluyó *Lithothamnium corallioides* a los fondos de maërl de esta ría. Desde el punto de vista florístico, destaca Donze (1968) por aportar un total de 115 especies asociadas a varios fondos de maërl localizados en Koldijk (1968). Hasta la década de los años 90, no se reanudan los estudios centrados en la flora asociada a fondos de maërl y cascajo. En la Ría de Ferrol, en cambio, se realizó un estudio faunístico en un banco submareal (Urgorri *et al.* 1992) pero no se aportó ningún dato de flora asociada. Otero-Schmitt (1993) y Otero-Schmitt & Pérez-Cirera (2002) constituyen los únicos antecedentes de fondos de maërl en la Ría de Muros-Noia, con un total de 41 especies asociadas a 6 bancos de maërl. BIOMAERL (BIOMAERL Team 1999, 2003)

incluyen un listado provisional de 16 especies de algas asociadas en dos bancos de maërl de la Ría de Vigo. En la Ría de Arousa, Bárbara *et al.* (1996, 1999, 2002, 2003, 2004) aportan 68 especies asociadas, algunas de ellas representativas de los fondos de maërl del atlántico europeo (*Gelidium maggsiae*, *Gelidiella calcicola*, *Cruoria rosea stadium* y *C. cruoriaeformis*) y otras de interés corológico tales como *Colacodictyon reticulatum*, *Symphycarpus strangulans*, *Desmarestia dudresnayi* y la especie alóctona *Heterosiphonia japonica* (como *Dasysiphonia* sp.).

Objetivos

Con el fin de mejorar el conocimiento de la flora de los fondos de maërl y cascajo de Galicia, el presente capítulo de tesis doctoral contempla: i) la descripción de las especies formadoras de los fondos de maërl de Galicia, ii) la descripción de la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo de Galicia y iii) su comparación con otras regiones europeas atlánticas y mediterráneas. Las publicaciones adjuntas a este capítulo de tesis doctoral aportan algunos de los resultados obtenidos más sobresalientes.

Metodología

Las muestras se recolectaron a lo largo de las rías gallegas, desde noviembre de 2003 hasta junio de 2009. Se muestrearon 1117 puntos, donde se tomaron 1602 muestras, debido a que algunas localidades se muestrearon repetidas veces y en diversas épocas del año. 570 muestras se han tomado mediante buceo autónomo y 1032 mediante draga (Tab. 1). La mayoría de las muestras proceden de las Rías Baixas, particularmente de las rías de Arousa y Vigo. 283 muestras proceden de fondos puros de cascajo y 848 proceden de fondos de maërl con una proporción variable de cascajo). Otras 471 muestras han sido recolectadas en otro tipo de fondos (arena, fango, piedra) y, por tanto, no aparecen incluidas en el catálogo florístico. La variabilidad en el número de muestras obtenidas en cada ría se debe fundamentalmente al tamaño de las mismas y a la extensión del área de muestreo susceptible de contener fondos de maërl. El intervalo de profundidad muestreado abarca desde intermareal inferior hasta 47 m de profundidad.

Tabla 1. Número de muestras recolectadas en fondos de maërl, cascajo y otro tipo de fondos para cada ría de estudio y su intervalo de profundidad.

Sector	Ría	Profundidad (m)	Fondos de maërl	Fondos de cascajo	Otros fondos	Total
Rías Altas	Viveiro	3-18	-	6	20	26
Rías Altas	Barqueiro	2-19	-	3	20	23
Rías Altas	Ferrol	3-21	10	31	7	48
Costa da Morte	Camariñas	4-31	-	4	24	28
Rías Baixas	Muros-Noia	1-32	82	22	48	152
Rías Baixas	Arousa	0-47	415	93	154	662
Rías Baixas	Pontevedra	1-44	112	48	116	276
Rías Baixas	Aldán	1-30	5	17	6	28
Rías Baixas	Vigo	1-44	224	59	76	359
Total		0-47	848	283	471	1602

En el campo, además de los datos generales relativos a cada punto muestreado (coordenada UTM, fecha, profundidad y hora de muestreo, método de recolección mediante draga o buceo y tipo de sustrato), se identificaron las especies más abundantes y características y se les asignó su cobertura en función del porcentaje de sustrato que ocupaba cada especie en su proyección vertical sobre la superficie de muestreo. Cada muestra se guardaba en una bolsa etiquetada y se fijaban en agua de mar formolada al 4% para su transporte al laboratorio. Allí, las muestras eran conservadas en una cámara de frío a 4°C y oscuridad, hasta su posterior estudio. Otras muestras que requerían un estudio en vivo, se almacenaron en agua de mar o se mantuvieron en acuarios de mar aclimatados a las condiciones de temperatura y luz similares a las del campo. Algunos especímenes de algas calcáreas y flora asociada se preservaron en gel de sílice para estudios moleculares.

Identificación de las especies formadoras de maërl.

Especímenes de algas calcáreas conservados en formol y portadores preferentemente de conceptáculos fueron seleccionados para su estudio anatómico mediante microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido. Cada tipo de estudio requiere un tratamiento específico del material. Para las muestras que iban a ser examinadas bajo microscopio óptico se ha seguido la metodología desarrollada en Cremades *et al.* (1997a). Ésta consiste en una descalcificación de especímenes o fragmentos de los mismos en ácido acético diluido al 50% en agua destilada durante un tiempo variable (8-48 horas) en función del tamaño de fragmento a descalcificar. Este proceso de descalcificación conviene además que sea lento para evitar que las burbujas derivadas de esta reacción ácida lleguen a romper cualquier estructura. Después de la

descalcificación, el material se incluye en gelatina fundida durante 10-12 horas a una temperatura constante de 40° C; seguidamente los fragmentos de los especímenes se colocaban sobre portaobjetos en la orientación requerida para la posterior realización de las secciones. Una vez solidificadas las muestras (24 horas aproximadamente), se realizaron secciones transversales y longitudinales axiales del talo (Afonso-Carrillo *et al.* 1983) lo más finas posible con la ayuda de un bisturí o una cuchilla. Las secciones resultantes eran trasladadas a otros portaobjetos con agua destilada que se templaban en una placa calefactora (25° C) con la finalidad de diluir ligeramente la gelatina y que ésta no impidiera la tinción de las células con hematoxilina de Harris (Fragoso-Tejas *et al.* 1994). Seguidamente, se lavaba la preparación con agua destilada para eliminar el resto de tinción y se procedía a su estudio al microscopio óptico. Para futuras observaciones, algunas de las preparaciones más representativas fueron montadas en sirope de maíz (Karo©) al 50-80% diluído en agua destilada.

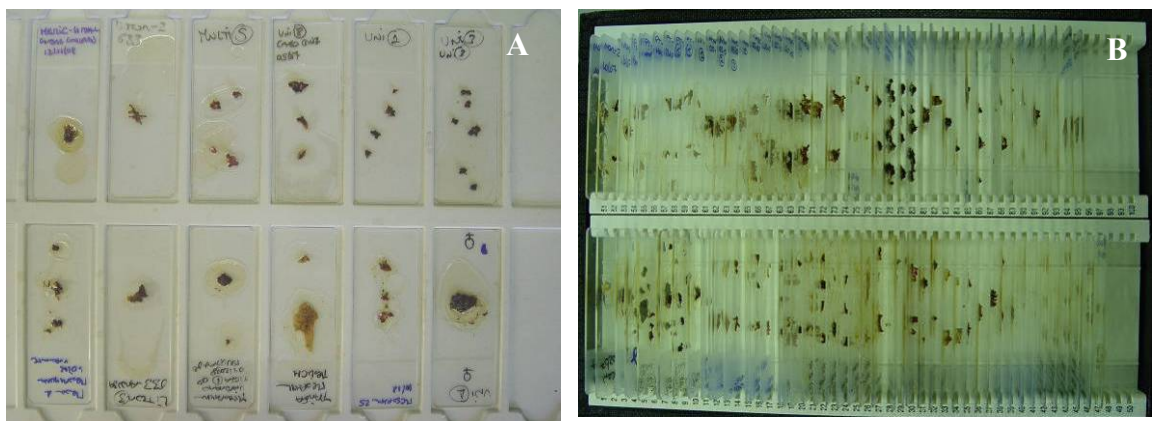


Figura 1. A. Preparaciones en gelatina solidificada disponibles para ser seccionadas. B. Muestra de algunas preparaciones elaboradas con esta técnica.

Algunas muestras fueron procesadas mediante otra técnica llevada a cabo en la Universidad de Baja California Sur (UABCS, México, 2006). Ésta comienza con la descalcificación en ácido nítrico (0.6 M HNO_3) durante un tiempo variable (15 minutos a 24 horas) según el tamaño del fragmento a descalcificar y el cual hay que reemplazar cada 30-60 minutos para la descalcificación correcta de la muestra. Una vez descalcificada se procede a su tinción en permanganato potásico (0.1% KMnO_4) durante 25 minutos. Una vez teñida la muestra, se deshidrata sometiéndola a una serie consecutiva de etanol en diferentes concentraciones (30%, 60%, 90%, 100%), para luego aplicar una mezcla de alcohol etílico-butanol (50%-50%), posteriormente butanol (100%), seguido de una mezcla de alcohol butílico-parafina (1:1). Finalmente, la muestra se incluye en parafina (100%) poniendo especial cuidado en la orientación en el que se incluye la muestra para facilitar la realización de las secciones (Fig. 2).

Todos estos pasos tienen una duración aproximada de 30 minutos, salvo el último paso en el que hay que aguardar un intervalo de 12-18 horas. Una vez que la parafina se solidifica, se procede a la obtención de secciones mediante un microtomo de rotación (Fig. 2). Cada sección se desparafina en xilol previo a su observación en el microscopio óptico. Esta segunda técnica de tratamiento de muestras está más extendida que la primera, aunque también presenta variaciones respecto a la sustancia de descalcificación, algunas ya en desuso por su complejidad y perjuicio para la salud (solución Perenyi -mezcla de ácido nítrico 10%, etanol 90% y ácido crómico 0.5%-, solución Tellyesniczky -mezcla ácido acético cristalizado, bicromato potásico-, mezcla de Susa -mezcla de cloruro mercúrico, cloruro sódico, ácido tricloroacético, ácido acético, formalina y agua). Asimismo, también presenta variaciones respecto al tipo de colorante empleado para la tinción (hematoxilina de Ehrlich, hematoxilina de Harris, fucsina ácida, azul de toluidina, etc) y al tipo de inclusión en parafina o en resina "LR White" (Afonso-Carrillo *et al.* 1983, Woelkerling 1988, Fragoso-Tejas *et al.* 1994, Fragoso-Tejas & Rodríguez 2002, Bressan & Babbini 2003, Harvey *et al.* 2005).

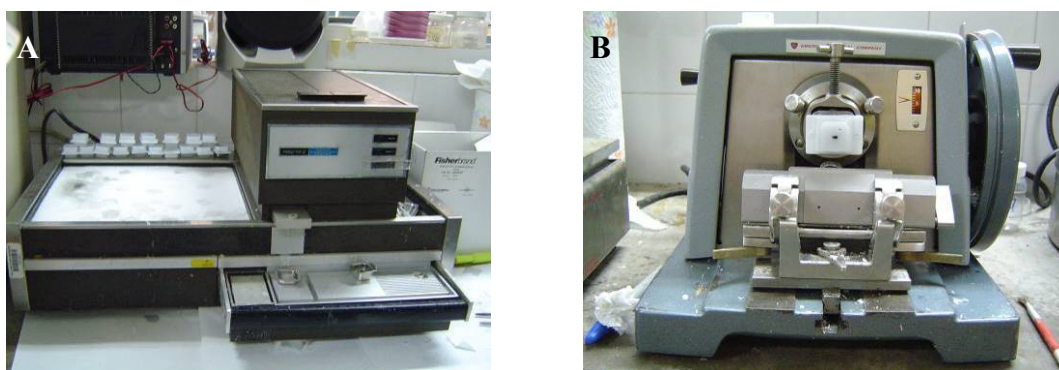


Figura 2. A. Inclusión de la muestra en parafina y posterior solidificación (UABCS). B. Obtención de secciones mediante microtomo de rotación (UABCS).

El examen al microscopio óptico de barrido (MEB) permite una visualización precisa de caracteres anatómicos de peso taxonómico en algas coralináceas tanto actuales como fósiles (Cabioc'h & Giraud 1978, Chamberlain 1983, Woelkerling 1983a,b, 1988, Afonso-Carrillo *et al.* 1984, Woelkerling & Irvine 1986, Basso 1994, 1995, Irvine & Chamberlain 1994, Bressan & Babbini 2003, Basso *et al.* 2004, 2009, Adey *et al.* 2005, Basso & Rodondi 2006, Braga & Bassi 2007, De Castro-Nunes *et al.* 2008, Villas-Boas *et al.* 2009, Peña *et al.* 2009b). Para su observación al microscopio electrónico, previamente hay que deshidratar los especímenes seleccionados dejándolos secar al aire. Una vez deshidratados, se procede a fracturar el material justo en la sección y el área que se pretende examinar. La zona de fractura tiene que ser limpia para evitar la rotura y deterioro de estructuras celulares. Los fragmentos obtenidos se adhieren

a portaobjetos de carbono discoidales de 3 cm de diámetro aplicando una pintura de plata (Silver adhesive 503, 62.3% Weight Solids, Electron Microscopy Sciences). Cuando las muestras presentan poca superficie de apoyo, se sustentan mediante pequeños pedestales contruidos con papel de aluminio (Fig. 3). Posteriormente se metalizan las muestras con oro en alto vacío. La mayoría del material fue examinado en el microscopio electrónico de barrido (modelo JEOL JSM 6400) de la Unidad de microscopía del Servicio de Apoyo a la Investigación (SAI) de la Universidad de A Coruña. Durante 2003, otros especímenes fueron examinados en uno de los microscopio electrónico de barrido (modelo JSM-6400) de los servicios de microscopía electrónica de Queen's University of Belfast (Peña & Bárbara 2004).

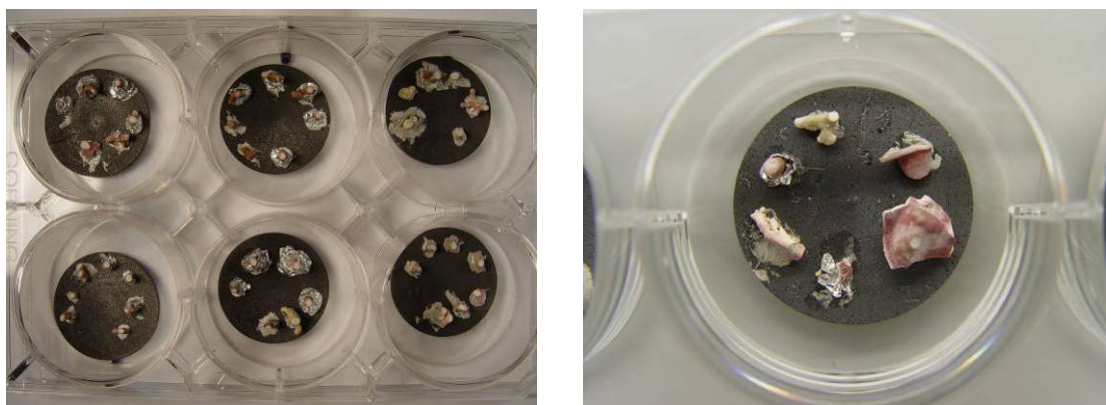


Figura 3. Muestras colocadas en portaobjetos previo a su metalización en oro.

Mediante el uso combinado de la metodología de estudio al microscopio óptico y de barrido, se ha realizado la observación de los caracteres taxonómicos utilizados en la bibliografía relativos al tipo de talo y disposición de la médula y córtex (talo monómero/dímero, médula coaxial/no coaxial), morfología y tamaño de las diferentes células que conforman los filamentos, en particular las células epitalinas y subepitalinas iniciales, el tipo de conexión celular entre células de filamentos contiguos (sinapsis secundarias o fusiones celulares) y morfología de estructuras reproductoras (conceptáculos). Dado el largo proceso que conlleva la identificación de las especies formadoras de maërl, se ha intentado aplicar algún método más práctico y rápido para la diferenciación macroscópica entre *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* ya que algunos autores han propuesto entre otros caracteres morfológicos como el color y la textura del talo, el diámetro de las ramas como criterio de utilidad para separar ambas especies (Cabioch 1966, Adey & McKibbin 1970, Adey & Adey 1973, Irvine & Chamberlain 1994). Esta última característica fue aplicada en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa compuestos por ambas especies (Peña & Bárbara 2004).

Identificación de la flora asociada

Cada muestra se estudió mediante microscopios óptico y estereoscópico, identificando toda la flora bentónica asociada perteneciente a Cyanophyta, Rhodophyta, Ochrophyta, Chlorophyta y Magnoliophyta. Para la identificación del material se consultaron desde obras generales y claves de identificación a monografías de grupos o géneros, así como publicaciones más especializadas. Para cada especie, se verificó el porcentaje de cobertura previamente asignado en el campo y se comprobaba el sustrato (maërl, cascajo, epífito, epizoico o endozoico) sobre el que aparecía cada individuo, se midió el tamaño máximo y se registró el estado reproductor. También se tomaron fotografías de aquellas especies más representativas o que presentaban interés taxonómico o corológico, por su rareza en las costas gallegas. Con objeto de registrar las especies estudiadas, se confeccionaron alrededor de 2600 pliegos de herbario tanto de la flora asociada como de las especies formadoras de maërl que fueron depositados en el herbario SANT de la Universidad de Santiago de Compostela (Fig. 4).



Figura 4. Pliegos de herbario depositados en el herbario SANT confeccionados con ejemplares recolectados de flora asociada a fondos de maërl y cascajo y de especies formadoras de maërl.

Toda la información obtenida fue integrada en una base de datos que contiene más de 14000 registros y diversos campos (Tab. 2), a partir de la cual se obtuvo el catálogo florístico que reúne las especies asociadas a fondos de maërl y cascajo de Galicia registradas en la presente tesis doctoral. Este catálogo se completa, a su vez, con varias tablas producto de su comparación con los antecedentes al presente estudio en Galicia y con trabajos realizados en otras regiones europeas atlántica y mediterránea.

Tabla 2. Campos utilizados en la base de datos construida para la gestión de la información obtenida en las muestras.

INVENTARIO	BOLSA	SITUACIÓN	LOCALIDAD	UTM	FECHA	SALINIDAD	T	RECOGIDA	ÁREA (cm)	MAËRL
269	16	RIA AROUSA	Isla Benencia	29TNH10310-16471	2005-02-04	33	12	Buceo	25X25X5	SI
COB MAËRL TOTAL	SUSTRATO	ESPESOR CAPA VIVA MAËRL	MAËRL VIVO (%)	MAËRL- MUERTO (%)	PROF (m)	HORA	PROF REAL	MESSPH (%)	PHYCAL (%)	LITCOR (%)
95	c	10	95	5	5,6	12:00	2,75	+	95	5
ESPECIES	TAXON	HABITO	REPRODUCCIÓN	COBERTURA	TAMAÑO	SUSTRATO	PLIEGO	FOTOS MICROSCOPIO		
aglpár	P	zcascajo	0	1		c	Si	Si		

Resultados y discusión. Especies formadoras de maërl.

A.-Descriptiva de las especies formadoras de maërl.

Tal como aparece reflejado en la bibliografía (Miranda 1934, Seoane-Camba 1960, Adey & McKibbin 1970, Niell 1970, Otero-Schmitt 1993, Donze 1968, Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2002, 2003, 2004, BIOMAERL Team 1999, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002, Peña & Bárbara 2004, 2006a, 2008b), los fondos de maërl de Galicia están compuestos por *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* en diferente proporción de abundancia y suelen ser mixtos con cascajo. Otra tercera especie descrita recientemente como *Mesophyllum sphaericum* (Peña *et al.* 2009b), se ha localizado en un banco de maërl de la Ría de Arousa compuesto mayoritariamente por *Phymatolithon calcareum* (Peña & Bárbara 2008b). De forma aislada, también se han registrado especímenes de *Lithophyllum incrustans* formando rodolitos (con nódulo central no algal, sino compuesto por guijarros) en otro banco de maërl de la Ría de Arousa (Isla Sálvora).

Aunque las dos especies principales (*Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*) pertenecen a géneros diferentes, a menudo muestran grandes variaciones morfológicas en función del hábitat; este hecho a su vez incrementa la similitud morfológica entre ambas especies y, por tanto, dificulta la tarea de identificación sin un examen detenido bajo microscopio óptico o electrónico y la observación de estructuras reproductoras, las cuales suelen ser desde poco frecuentes para los conceptáculos asexuales a muy raras para los conceptáculos sexuales (Cabioc'h & Mendoza 1998). Con objeto de facilitar la delimitación entre estas dos especies, en la presente tesis doctoral se han utilizado caracteres macroscópicos descritos por otros autores a partir de especímenes de fondos de maërl del Atlántico europeo. Estos caracteres hacen mención al diámetro máximo de las ramas y morfología de los ápices, dureza y resistencia a la rotura del talo, textura y color (Cabioc'h 1966, Adey & McKibbin 1970, Adey & Adey 1973, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Hall-Spencer 1994, Irvine & Chamberlain 1994, Tabla 3).

Tabla 3. Principales características diferenciadoras entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* en los fondos de maërl de Galicia y de otras regiones del Atlántico europeo. Referencias: Galicia (Adey & McKibbin 1970, Peña & Bárbara 2004, 2008b y presente estudio); Atlántico europeo (Cabioc'h 1966, Adey & Adey 1973, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Woelkerling & Irvine 1986, Hall-Spencer 1994, Irvine & Chamberlain 1994, Mendoza & Cabioc'h 1998, Rosas-Alquicira *et al.* 2009).

	<i>Lithothamnion corallioides</i>		<i>Phymatolithon calcareum</i>	
	Galicia	Atlántico europeo	Galicia	Atlántico europeo
Color	Rosa claro a intenso.	Rosa parduzco.	Rosa violáceo.	Rosa violáceo..
Resistencia de las ramas frente a la rotura	Baja.	Baja.	Moderada.	Moderada.
Diámetro ramas (mm)	<1.5 (1.7)	<1.8 (2)	>(1.3-) 1.5	>1.5
Número de capas epitalinas	1	1-3	1-3	2-3
Células epitalinas en vista superficial (diámetro, µm)	Poligonales, con bordes delgados a gruesos, 6-8 µm.	Poligonales, con bordes delgados a gruesos.	Redondeadas, bordes gruesos, 3 µm (tipo <i>Phymatolithon</i>).	Redondeadas, bordes gruesos (tipo <i>Phymatolithon</i>).
Células epitalinas en seccion (longitud x diámetro, µm)	Apiculares, 1-3 x 4-6.	Apiculares, 2-7 x 5-11.	En domo o rectangulares, 2-6 x 3-6.	En domo o aplanadas, nunca apiculares, 3-8 x 6-16.
Subepitalinas iniciales (longitud x diámetro, µm)	Alargadas, 5-11 x 4-7.	Alargadas.	Cortas, 2-7 x 2-6.	Cortas, 4-8 x 4-12.
Células corticales (longitud x diámetro, µm)	Rectangulares a fusiformes, 8-12 x 4-7.	Rectangulares a fusiformes, 5-35 x 5-13.	4-11 x 3-6.	Ovoides a fusiformes, 5-19 x 3-11.
Fusiones celulares	Abundantes.	Abundantes.	Más localizadas.	Más localizadas.
Conceptáculos asexuales (altura x diámetro, µm)	Multiporados, ligeramente elevados, 108 x 200-400.	Multiporados, en domo a variable, 83-175x 220-415.	Multiporados, ligeramente elevados con borde periférico a hundidos sin borde, 54-138 x 126-236.	Multiporados, elevados con borde periférico a hundidos sin borde, 50-204x 120-364.
Número de células roseta (vista superficial del conceptáculo asexual)	-	5	6	6 (7)
Techo conceptáculos asexuales (µm)	27-31	25-47	15-22	15-40
Conceptáculos asexuales hundidos	-	-	+	+
Tetrasporocistes zonados (longitud x diámetro, µm)	Alargados y finos, 96-109 x 19-34.	Alargados y finos, 78-86 x 21-26.	Cortos y anchos, 50-71 x 23- 37.	Cortos y anchos, 50-125 x 40-96.
Estructuras reproductoras observadas	Sólo asexuales.	Sexuales y asexuales, todo el año.	Sólo asexuales (marzo-abril, julio, noviembre).	Sexuales y asexuales, septiembre a diciembre.

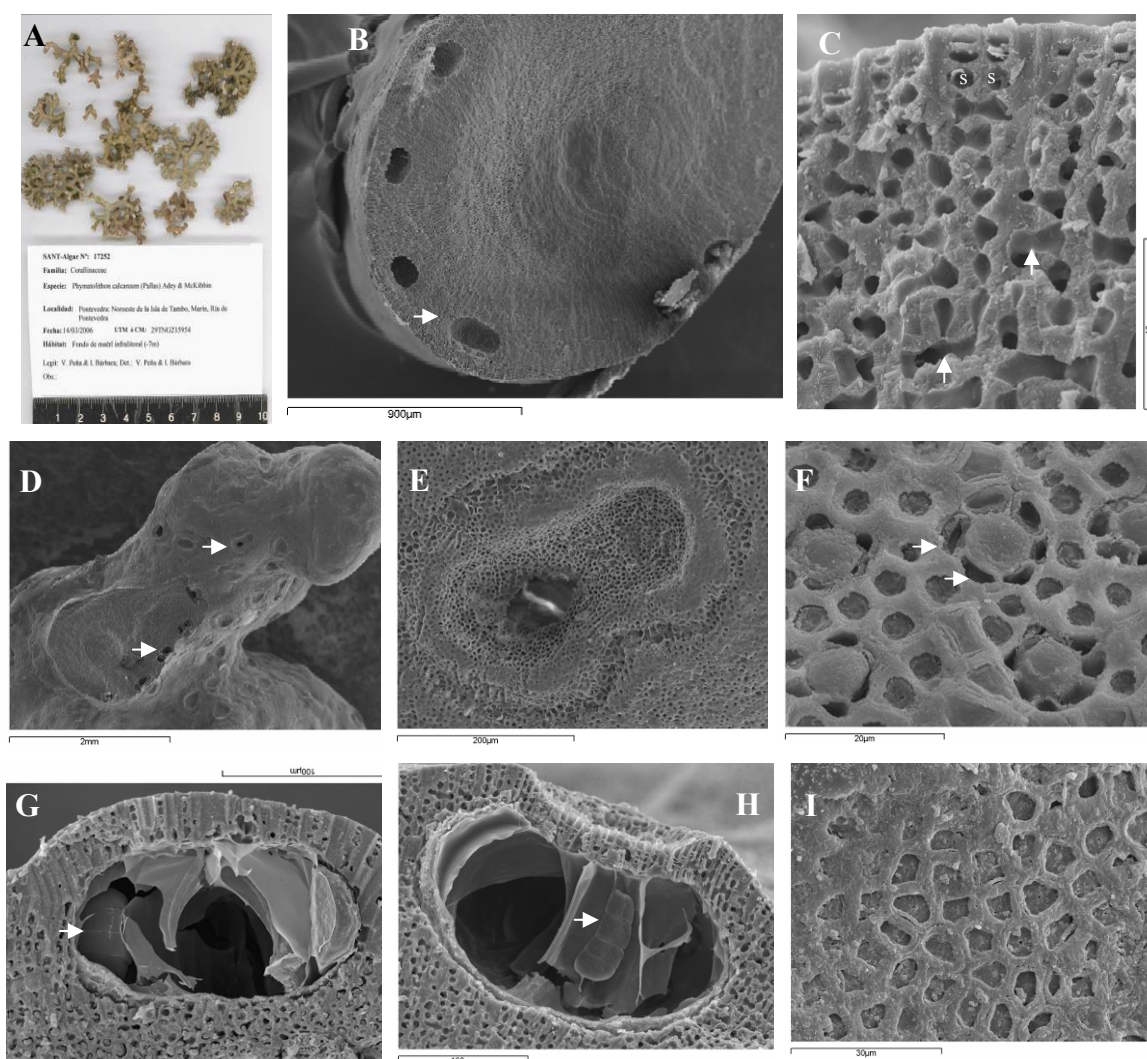


Figura 5. *Phymatolithon calcareum*. A. Especímenes de la Isla Tambo, Ría de Pontevedra, SANT-Algae 17252). B. Conceptáculos multiporados vacíos enterrados en el interior del talo. C. Células epitalinas en domo, subepitalinas iniciales cortas –s– y fusiones celulares entre células corticales –flechas– (sección transversal). D. Vista en superficie y en sección de conceptáculos multiporados hundidos dispuestos a lo largo de una rama. E. Vista en superficie de un conceptáculo multiporado ligeramente elevado con borde conspicuo. F. Vista en superficie de los poros de un conceptáculo multiporado rodeados por 6 células en roseta (flechas). G-H. Conceptáculos multiporados, uno elevado y otro hundido, conteniendo tetrasporocistes zonados –flechas– (sección transversal). I. Vista en superficie de células epitalinas con borde calcáreo grueso. B-I (MEB).

Phymatolithon calcareum presenta, generalmente, ramas rematadas en ápices comprimidos de diámetro superior a 1.5 mm (Fig. 5), aunque en algún banco de maërl se ha registrado con dimensiones inferiores (diámetro medio 1.3 mm, Peña & Bárbara 2004, 2008b, Tab. 3). *Lithothamnion corallioides* (Fig. 6) presenta ramas delgadas y cilíndricas, con ápices más agudos, de diámetro inferior a 1.5 (-1.7 mm). Los especímenes de *L. corallioides* que presentaron ramas gruesas (1.7 mm) estaban ligeramente alterados por procesos de abrasión y decolorados. Para la separación de ambas especies, finalmente, se ha optado por seguir la recomendación de

Cabioc'h (1966) que establece 1.8 mm como diámetro máximo para las ramas de *L. corallioides*. Una descripción más detallada acerca de estas características macroscópicas aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2004). Basándose en estos criterios, se puede constatar que los fondos de maërl de Galicia están compuestos mayoritariamente por *Phymatolithon calcareum*.

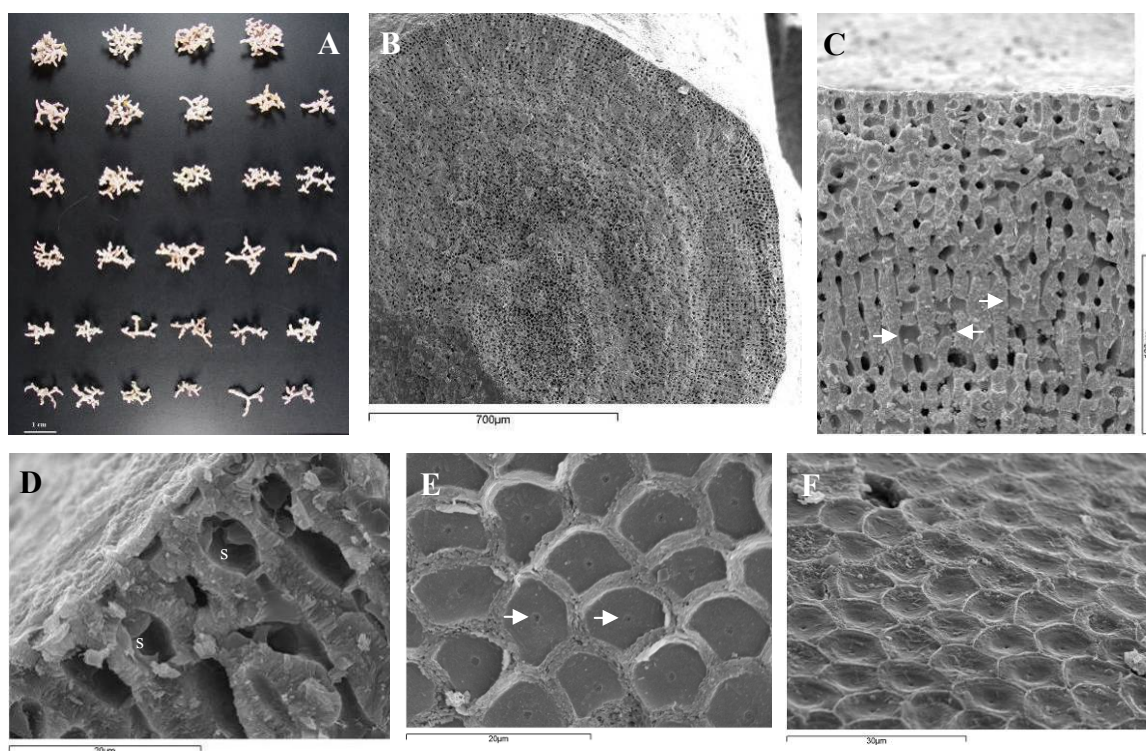


Figura 6. *Lithothamnion corallioides*. A. muestra de maërl compuesto mayoritariamente por *Lithothamnion corallioides* (Ría de Arousa). B. Sección transversal de una rama mostrando estructura monómera. C. Fusiones celulares entre células corticales adyacentes -flechas- (sección transversal). D. Células epitalinas apicales y subepitalinas iniciales alargadas -s- (sección transversal). E-F. Vista en superficie de células epitalinas poligonales rodeados por bordes calcáreos finos a gruesos mostrando cicatrices de restos de sinapsis primarias (flechas). B-F (MEB).

A nivel anatómico, *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* presenta talos pseudoparenquimáticos de tipo monómero (en el que un sistema homogéneo de filamentos repetitivamente ramificados se disponen formando una médula o core y un córtex o región periférica) compuesto por una médula no coaxial (no dispuesta en arcos en sección longitudinal sino de aspecto plumoso) y un córtex formado por filamentos cuyas células están conectadas con las adyacentes mediante fusiones celulares más o menos profundas (Figs. 5 y 6). Ambas especies presentan conceptáculos asexuales multiporados con tetrasporocistes zonados, y se pueden diferenciar por caracteres taxonómicos vegetativos y reproductivos utilizados para separar los géneros *Lithothamnion* y *Phymatolithon* (Adey 1966, 1970, Adey & McKibbin 1970,

Adey & Adey 1973, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Woelkerling & Irvine 1986, Woelkerling 1988, Basso 1994, Irvine & Chamberlain 1994, Mendoza & Cabioc'h 1998, Wegeberg & Pueschel 2002, Adey *et al.* 2005, Harvey & Woelkerling 2007 -Tab. 3, Figs. 5 y 6). El aspecto de las células epitalinas terminales vistas en sección es diferente entre ambas, en *P. calcareum* suelen ser en forma de domo o rectangulares pero nunca apicales ($2-6 \times 3-6 \mu\text{m}$), mientras que en *L. corallioides* son apicales o también denominadas "flared" ($1-3 \times 4-6 \mu\text{m}$). En contraposición, Cabioc'h & Giraud (1978) advirtieron que el aspecto de las células epitalinas podía variar según el estado fisiológico del individuo y que, por tanto, carece de significación hasta que este carácter sea verificado en futuros estudios de morfogénesis. Las células subepitalinas iniciales de *L. corallioides* son alargadas ($5-11 \times 4-7 \mu\text{m}$), mientras que en *P. calcareum* suelen ser más cortas que las inmediatamente inferiores ($2-7 \times 2-6 \mu\text{m}$) debido a que el proceso de elongación celular se produce en las células derivativas inferiores a las subepitalinas iniciales. A este respecto, Adey & Adey (1973) señalan que este patrón de elongación celular de *Phymatolithon* puede estar influido por el crecimiento; en cambio, Woelkerling & Irvine (1986) comprobaron su constancia y valor sistemático. Algunos autores indican, además, diferencias morfológicas en vista superficial entre las células epitalinas de ambas especies mediante observaciones al microscopio electrónico de barrido (Hall-Spencer 1994, Irvine & Chamberlain 1994). En vista superficial, las células de *L. corallioides* son poligonales separadas por un borde calcáreo normalmente fino ($6-8 \mu\text{m}$ de diámetro) frente a las células de *P. calcareum* que son redondeadas con un borde calcáreo grueso (tipo "*Phymatolithon-like*"). Sin embargo, Hall-Spencer (1994) también describe para *L. corallioides* células epitalinas en vista superficial separadas por bordes calcáreos más gruesos; igualmente, Mendoza & Cabioc'h (1998) indican en *L. corallioides* células epitalinas poligonales con bordes gruesos denominadas en la literatura como de tipo *Phymatolithon*. Otros autores, por lo contrario, no emplean este carácter para delimitar estos géneros (Woelkerling & Irvine 1986, Woelkerling 1988, Harvey & Woelkerling 2007). Por otra parte, Irvine & Chamberlain (1994) destacan diferencias en la longitud de las células corticales ($5-35 \mu\text{m}$ en *L. corallioides* frente a $8-18 \mu\text{m}$ en *P. calcareum*), en el aspecto de las fusiones (más localizadas en *P. calcareum* que en *L. corallioides*) y en el tamaño de las sinapsis primarias entre células del mismo filamento (en *L. corallioides* ocupan toda la pared apical mientras que en *P. calcareum* ocupan únicamente la parte central de la pared apical). Atendiendo a las estructuras reproductoras, Woelkerling & Irvine (1986), Basso (1994, 1998), Hall-Spencer (1994), Irvine & Chamberlain (1994), Mendoza & Cabioc'h (1998) y Bressan & Babbini (2003) señalan diferencias entre estas dos especies. Los conceptáculos de tetrasporocistes de *Lithothamnion corallioides* presentan forma de domo con

techo convexo provisto de poros rodeados por 5 células roseta (en vista superficial), mientras que los de *Phymatolithon calcareum* pueden ser prominentes con un borde periférico conspicuo o bien inmersos sin borde periférico alguno (54-138 x 126-236 µm), el techo se sitúa al mismo nivel que el resto del talo, cada uno rodeado por 6 células en roseta (en vista superficial). En la presente tesis doctoral no han sido encontrados conceptáculos sexuales uniporados en ninguna de las dos especies.

En los fondos de maërl de Galicia, se ha encontrado también una nueva especie de gran tamaño (hasta 10 cm de diámetro) en un banco de la Ría de Arousa cuyas características morfológicas y anatómicas concuerdan con el género *Mesophyllum*. Basándose en este material se ha realizado un estudio en el que se describe la *M. sphaericum* como nueva especie (Peña *et al.* 2009b) y que se adjunta en formato de publicación.

B.- Clave de identificación de especies formadoras de maërl.

En la siguiente clave de identificación se han resumido las principales características para diferenciar las especies formadoras de maërl en Galicia:

1a.- Rodolitos de hasta 2 cm de diámetro, provistos de un nódulo central no algal rodeado por pequeñas excrecencias laminares. Talo dímero o monómero compuesto por médula en ocasiones coaxial. Células de filamentos adyacentes conectadas por sinapsis secundarias, fusiones celulares ausentes, células epitalinas rectangulares a aplanadas pero no apicales. Conceptáculos sexuales y asexuales uniporados. Aparición ocasional en fondos de maërl.

Lithophyllum incrustans

1b.- Talos fruticosos de vida libre de hasta 10 cm de diámetro, compuestos exclusivamente por algas coralíneas. Talo monómero compuesto por una médula fuertemente coaxial (dispuesta en arcos). Células de filamentos adyacentes conectadas únicamente por fusiones celulares. Células epitalinas aplanadas a redondeadas dispuestas en una sola capa, células subepitalinas iniciales de la misma longitud o más alargadas que las células inmediatamente inferiores. Conceptáculos sexuales uniporados. Conceptáculos asexuales multiporados convexos, prominentes, de hasta 540 µm de diámetro y con placa de poros aplanada. En sección, filamentos que rodean a los canales multiporados formados por 5-6 células, de las cuales las basales son más alargadas. En vision superficial, poros rodeados por 7-8 células en roseta hundidas y más grandes que el resto de células epitalinas. Presencia ocasional en fondos de maërl.

Mesophyllum sphaericum

1c.- Talos fruticosos de vida libre de hasta 3 cm de diámetro, compuestos exclusivamente por algas coralíneas. Talo compuesto por médula no coaxial, células epitalinas apicales o en domo, células subepitalinas iniciales alargadas o cortas.

2

2a.- Ramas generalmente cilíndricas (diámetro <1.8 mm). Células epitalinas apicales y células subepitalinas iniciales alargadas. Fusiones celulares abundantes entre células de filamentos adyacentes. Conceptáculos multiporados de esporocistes ligeramente elevados sobre la superficie. En vision superficial, células epitalinas poligonales y rodeadas por bordes calcáreos normalmente finos (MEB). Especie frecuente en fondos de maërl.

Lithothamnion corallioides

2b.- Ramas generalmente comprimidas (diámetro >1.5 mm). Células epitalinas en domo o rectangulares y células subepitalinas iniciales cortas. Fusiones celulares escasas entre células de filamentos adyacentes. Conceptáculos asexuales multiporados elevados sobre la superficie (con

borde periférico conspicuo alrededor de la placa de poros) a hundidos sin borde. En vision superficial, células epitalinas redondeadas y rodeadas por bordes calcáreos gruesos (MEB). Especie muy abundante en fondos de maërl.

Phymatolithon calcareum

C.- Publicaciones.

A continuación se adjuntan dos trabajos relacionados con las especies formadoras de maërl en Galicia realizados en el contexto de la tesis doctoral:

1. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). 2004. *Anales de Biología* 26: 21-27.
2. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming species for the NE Atlantic. 2009b. *Enviado a Journal of Phycology*.

1.- Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). 2004. *Anales de Biología* 26: 21-27.

Resumen:

Se realiza un estudio comparado morfológico y anatómico mediante microscopía óptica y electrónica de barrido entre *Lithothamnion corallioides* (P.L. Crouan & H.M. Crouan) P.L. Crouan & H.M. Crouan y *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin procedentes de dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica), con el objeto de buscar caracteres identificativos de fácil y rápida observación macroscópica que faciliten la separación entre ambas especies en los actuales estudios que se llevan a cabo para la delimitación de bancos de maërl en la costa de Galicia. Se ha podido constatar que es factible identificar *L. corallioides* en base a la existencia de ramas delgadas y cilíndricas inferiores a 1,8 mm, mientras que *P. calcareum* se puede identificar en base al desarrollo de ramas gruesas con ápices comprimidos y diámetro superior a 1,5 mm. Para ambas especies, se han observado conceptáculos de tetrasporocistes siendo éstos la segunda referencia para Galicia. Sin embargo, las dimensiones de los tetrasporocistes del material gallego no coinciden con las aportadas por algunos autores en la bibliografía.

Anales de Biología 26: 21-27, 2004

Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica)

Viviana Peña & Ignacio Bárbara

Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Coruña, Campus de A Zapateira s/n, 15071 La Coruña, España.

Resumen

Correspondencia
V. Peña
Tel: 981167000-2236
Fax: 981167065
E-mail: vivianaf@udc.es
Recibido: 8 marzo 2004
Aceptado: 27 abril 2004

Se realiza un estudio comparado morfológico y anatómico mediante microscopía óptica y electrónica de barrido entre *Lithothamnion corallioides* (P. Crouan & H. Crouan) P. Crouan & H. Crouan y *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin procedentes de dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica), con el objeto de buscar caracteres identificativos de fácil y rápida observación macroscópica que faciliten la separación entre ambas especies en los actuales estudios que se llevan a cabo para la delimitación de bancos de maërl en la costa de Galicia. Se ha podido constatar que es factible identificar *L. corallioides* en base a la existencia de ramas delgadas y cilíndricas inferiores a 1,8 mm, mientras que *P. calcareum* se puede identificar en base al desarrollo de ramas gruesas con ápices comprimidos y diámetro superior a 1,5 mm. Para ambas especies, se han observado conceptáculos de tetrasporocistes siendo éstos la segunda referencia para Galicia. Sin embargo, las dimensiones de los tetrasporocistes del material gallego no coinciden con las aportadas por algunos autores.

Palabras clave: *Lithothamnion corallioides*, *Phymatolithon calcareum*, Maërl, Corallinales, Ría de Arousa, Galicia, N.O. Península Ibérica.

Abstract

Anatomical and morphological differentiation between Lithothamnion corallioides and Phymatolithon calcareum (Corallinales, Rhodophyta) from two maërl beds of the Ría de Arousa (NW Iberian Peninsula).

An anatomical and morphological comparative study between *Lithothamnion corallioides* (P. Crouan & H. Crouan) P. Crouan & H. Crouan and *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin from two maërl beds of Ría de Arousa (NW Iberian Peninsula) is carried out using optical and scanning electron microscopy. The aim involves the search of clear and effective morphological features which help us with the identification of both species in the current studies about the location of maërl beds along Galician coast. According to literature, we confirm that it is feasible the identification of *L. corallioides* due to the development of terete and thin branches whose thickness is less than 1,8 mm; whereas the branches of *Phymatolithon calcareum* are thick,

about 1,5 mm of diameter with compressed tips. Tetrasporangial conceptacles were detected in both species which represents the second observation for Galicia. However the tetrasporangial measures of Galician maërl are different from those pointed out by some authors.

Key words: *Lithothamnion corallioides*, *Phymatolithon calcareum*, Maërl, Corallinales, Ría de Arousa, Galicia, NW Iberian Peninsula.

Introducción

El maërl es una formación vegetal marina constituida por la acumulación de algas rojas calcáreas de vida libre y lento crecimiento. Estas algas presentan un alto valor ecológico —si se tiene en cuenta la gran diversidad de organismos que alberga— a lo que hay que sumar el confinamiento, escasez y vulnerabilidad de este tipo de hábitats. De ahí que *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum*, las dos especies más características de los fondos de maërl, estén contempladas en la Red Natura 2000 de la Directiva Hábitat y se consideren especies de interés comunitario que requieren una protección estricta. Este hecho viene refrendado por el elevado número de estudios que ponen de relevancia la enorme diversidad florística y faunística asociada a estas comunidades infralitorales en las costas europeas (Cabiocch 1974, 1997, Bosence 1976, Blunden et al. 1977, Ballesteros 1989, Hily et al. 1992, Hall-Spencer 1995, Grall & Glémarec 1997, Birkett et al. 1998, De Grave et al. 2000, Mannino et al. 2002, Bordehore et al. 2003).

En el noroeste de la Península Ibérica los bancos de maërl están constituidos por *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum*, dos coralíneas arbusculares no geniculadas de gran similitud morfológica. *L. corallioides* y *P. calcareum* se encuentran juntas —formando depósitos mixtos con cascajo y/o grava— en fondos infralitorales euhalinos de moderada a fuerte corriente e hidrodinamismo medio. En las costas gallegas ambas especies han sido citadas en las Rías Baixas por diversos autores entre los que destacan Miranda (1934), Seoane-Camba (1957), Seoane-Camba & Campo Sancho (1968), Donze (1968), Adey & McKibbin (1970), Niell (1970), Otero-Schmitt & Pérez-Cirera (2002), Barberá et al. (2003) y Bárbara et al. (2004).

Lithothamnion corallioides y *Phymatolithon calcareum* han sido estudiadas por Cabiocch (1966), Adey & McKibbin (1970), Adey & Adey (1973), Cabiocch & Giraud (1978), Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez (1982), Irvine & Chamberlain (1994) y Mendoza & Cabiocch (1998), quienes prestan especial atención a los caracteres microscópicos. Sin embargo, para los

actuales estudios que estamos realizando para la localización y estudio de la epiflora asociada a las comunidades de maërl de Galicia, se hace necesaria una delimitación rápida y más operativa de ambas especies en el proceso de identificación y triado de muestras, así como en la estima de abundancia relativa de ambas especies en los bancos de maërl. Como objetivo del presente trabajo nos hemos planteado realizar un estudio comparado entre *L. corallioides* y *P. calcareum* de dos bancos de maërl de la Ría de Arousa con el fin de establecer los elementos de diagnóstico más operativos en la delimitación específica. Con objeto de buscar la relación existente entre la morfología y la anatomía, se verificaron los caracteres morfológicos y anatómicos más representativos de cada especie en base al estudio comparado del material gallego con las descripciones contenidas en la bibliografía.

Material y Métodos

El material de estudio fue recolectado en 1995, 1997, 1999 y 2003, mediante escafandra autónoma de buceo en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (Fig. 1). Uno de ellos está localizado en el Faro de Piedra Seca (UTM 29TNH069117), en la zona central de la Ría y a una profundidad de entre 17-20 metros. El segundo banco se encuentra en la Isla Erbosa (UTM 29TNH002048), perteneciente al Archipiélago de la Isla de Sálvora, en la parte externa de la Ría y a una profundidad de 5 y a 15 metros.

Las muestras fueron conservadas en agua de mar formolada al 4% y se mantuvieron en oscuridad a 4° C. Posteriormente se seleccionaron ejemplares que morfológicamente pudieran ser asignables a *Lithothamnion corallioides* o bien a *Phymatolithon calcareum*. A este respecto se ha tenido en consideración la separación morfológica entre ambas especies contenida en Cabiocch (1966), Adey & McKibbin (1970), Adey & Adey (1973) e Irvine & Chamberlain (1994). De este modo, los individuos de ramas gruesas (diámetro superior a 1,5 mm) y con ápices comprimidos fueron asignados como *P. calcareum*, mientras que los individuos de ramas delgadas (diámetro inferior a 1,5 mm) y ápices cilíndricos fueron incluidos en *L.*



Figura 1. Situación geográfica del área de estudio (Ría de Arousa) en el noroeste de la Península Ibérica. 1: banco de maërl del Faro de Piedra Seca, 2: banco de maërl de Isla Erbosa.

Figure 1. Geographical location of the study area (Ría de Arousa) in the Northwestern of Iberian Peninsula. 1: Faro de Piedra Seca maërl bed, 2: Isla Erbosa maërl bed.

corallioides. Se estudiaron intensivamente 24 individuos, con un reparto de 7 de *L. corallioides* y 17 piezas de *P. calcareum*.

Las observaciones anatómicas se realizaron en el epitilo y peritilo, ya que son las estructuras más representativas para diferenciar ambas especies (Adey & McKibbin 1970). Para el estudio al microscopio óptico, se elaboraron preparaciones en gelatina a partir de material seleccionado previamente descalcificado en ácido acético diluido al 50% en agua destilada, según la metodología descrita en Pérez-Cirera et al. (1989) y Cremades et al. (1997). Las observaciones al microscopio electrónico de barrido se realizaron desde 750 a 2700 aumentos, utilizando fragmentos de ramas previamente seleccionadas que fueron tratadas siguiendo el protocolo habitual de estudios de microscopía electrónica.

Resultados y discusión

Morfológicamente, *Lithothamnion corallioides* presenta generalmente ramas delgadas, cilíndricas con un diámetro inferior a 1,5-1,7 mm (Fig. 2b) mientras que las ramas de *Phymatolithon calcareum* son grue-

sas, con ápices comprimidos, y diámetro superior a 1,5 mm (Fig. 3a, 3b). Se han observado ramas gruesas de *L. corallioides* (Fig. 2a) en algunos individuos decolorados y previsiblemente muertos en el momento de la recolección —por enterramiento en el sedimento— y que han sufrido posiblemente modificaciones morfológicas por erosión o choque contra otros materiales. En este último caso el diámetro de las ramas superaba los 1,5 mm de grosor; de ahí que estimemos conveniente mantener la propuesta de Cabioch (1966) acerca de establecer 1,8 mm como diámetro máximo para las ramas de *L. corallioides*.

Anatómicamente, en el epitilo de *L. corallioides* destacan células generalmente apicales (Fig. 2c), 2-4 veces más anchas que altas (4-6 µm de diámetro x 1-3 µm de altura) frente a las células en domo de *P. calcareum* (Fig. 3c,d), 1,5 veces más anchas que altas (3-6 µm de diámetro x 3-4 µm de altura). En el peritilo, *L. corallioides* presenta células fusiformes (5-10 µm de longitud y 5-10 µm de diámetro) con sinapsis primarias que abarcan casi la totalidad de la pared celular de células contiguas (Fig. 2d). En cambio, *P. calcareum* tiene células peritilinas elípticas, 1-2 veces más largas que anchas (6-10 µm de longitud x 5-6 µm de diámetro) con sinapsis primarias desarrolladas, únicamente, en el centro de la pared celular de las células contiguas (Fig. 3e,f). Sin embargo, ambas especies coinciden en el desarrollo de abundantes fusiones celulares y en la ausencia de sinapsis secundarias (Fig. 2e,f, 3e,f).

Desde el punto de vista reproductivo, los tetrasporocistes de *L. corallioides* han sido observados en muy pocas ocasiones (Adey & McKibbin 1970, Bresan 1973-74, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982). En Galicia es la segunda vez que son observados los conceptáculos de tetrasporocistes con posterioridad a Adey & McKibbin (1970). Los tetrasporocistes —encontrados en noviembre de 2003 en el material de Isla Erbosa— son zonados (Fig. 2g,h), alargados y 3,5 veces más largos que anchos; de 103-109 µm de longitud x 31-34 µm de diámetro, frente a 96 µm x 19-27 µm indicados por Adey & McKibbin (1970) y los 78-86 µm x 21-26 µm señalados por Irvine & Chamberlain (1994). Al igual que sucede en *L. corallioides*, los conceptáculos de tetrasporocistes de *P. calcareum* han sido observados en pocas ocasiones (Adey & McKibbin 1970) y en Galicia es la segunda vez que son observados. Los tetrasporocistes —encontrados en noviembre de 2003 en el material de Isla Erbosa— son zonados, cortos (Fig. 3g, 3h), 1,5 veces más largos que anchos, de 50-55 µm de longitud x 37 µm de diámetro frente a 53-69 µm x 23-34 µm (Adey & McKibbin 1970) y 90-125 µm x 49-73 µm (Irvine & Chamberlain 1994). Sin embargo, las me-

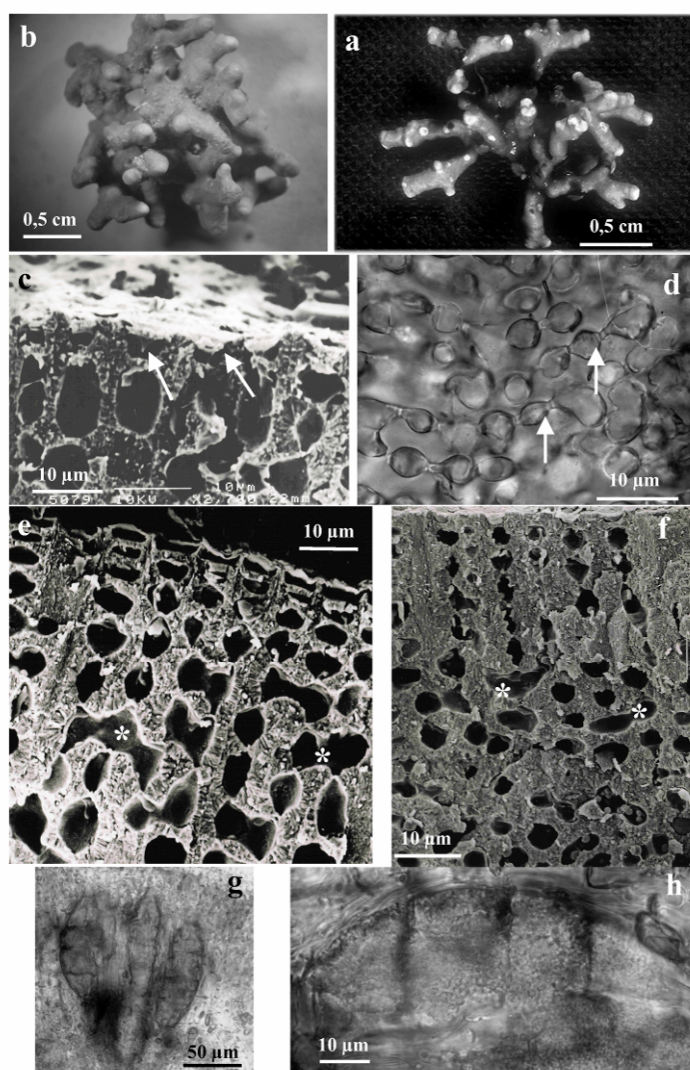


Figura 2. *Lithothamnion corallioides*. a: individuo decolorado con ramas gruesas y cilíndricas, b: individuo típico con ramas delgadas, c: epitálico en el que se observan células con prolongaciones apicales (flecha), d: peritálico en el que se observan células con sinapsis primarias abarcando la casi totalidad de la pared celular de células contiguas (flecha), e y f: peritálico mostrando abundantes fusiones celulares (asterisco), g: conceptáculo de tetrasporocistes, h: tetrasporociste zonado alargado. Fig. c, e y f: microscopio electrónico de barrido. Fig. d, g y h: microscopio óptico.

Figure 2. *Lithothamnion corallioides*. a: bleached individual with terete and broad branches, b: typical individual thin branched, c: epithallus composed by flared cells (arrow), d: perithallus with primary pit connections occupying entire end cell walls (arrow), e and f: perithallus with abundant cell fusions (asterisk), g: tetrasporangial conceptacle, h: elongate zonate tetrasporangium. Fig. c, e and f: scanning electron microscope. Fig. d, g and h: optical microscope.

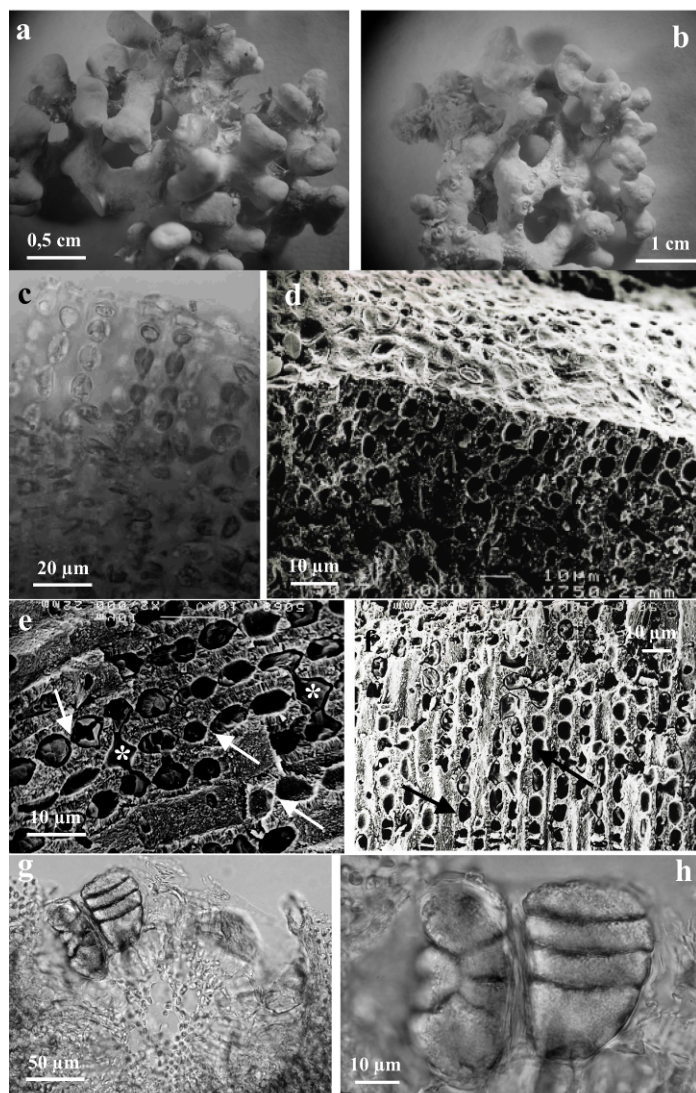


Figura 3. *Phymatolithon calcareum*. a y b: morfología típica de los individuos con ramas anchas y ápices comprimidos, c: epitallus en el que se observan células en domo, d: epitallus en vista superficial y sección transversal, mostrando células en domo, e y f: peritallus mostrando abundantes fusiones celulares (asterisco) y sinapsis primarias limitadas al centro de la pared de células contiguas (flecha), g: conceptáculo de tetrasporocistes, h: tetrasporociste zonado corto. Fig. d, e y f: microscopio electrónico de barrido. Fig. c, g y h: microscopio óptico.

Figure 3. *Phymatolithon calcareum*. a and b: characteristic morphology of individuals with broad branches and compressed tips, c: epitallus composed by domed cells, d: surface view and transverse section of epitallus showing domed cells, e and f: perithallus with abundant cell fusions (asterisk) and primary pit connections occupying only the centre of end cell walls (arrow), g: tetrasporangial conceptacle, h: plump zonate tetrasporangium. Fig. d, e and f: scanning electron microscope. Fig. c, g and h: optical microscope.

didas del material gallego son similares a las aportadas por Mendoza & Cabioch (1998) de 50 µm de longitud x 40-45 µm de diámetro, y a las medidas máximas de 125 µm de longitud y 60 µm de ancho establecidas por Woelkerling & Irvine (1986).

Conclusiones

Morfológicamente es factible identificar y separar individuos de *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* atendiendo al grosor de las ramas y a la forma comprimida o cilíndrica de las mismas, siempre y cuando el material esté vivo y de color rojo rosado. Sin embargo se pueden incurrir en errores de identificación en *L. corallioides* cuando el individuo está muerto y por procesos de erosión —rodamiento y choque contra materiales— ya que se produce un redondeamiento, achatamiento y engrosamiento de las ramas. Dado que en el presente estudio se han encontrado individuos de *L. corallioides* con ramas de 1,7 mm de diámetro y que por su anatomía no dejan duda de la identidad de la especie, consideramos acertado mantener el criterio de Cabioch (1966) y utilizar 1,8 mm como límite máximo para el diámetro de las ramas de *L. corallioides*, siempre y cuando no estén comprimidas. Para el caso de *P. calcareum* corroboramos el criterio de incluir en esta especie los individuos de ápices comprimidos y diámetro de las ramas superior a 1,5 mm, tal como se contempla en la bibliografía.

En cuanto al estudio de estructuras reproductoras, se ha detectado discrepancia entre las dimensiones de los tetrasporocistes de *L. corallioides* y *P. calcareum* presentadas por Adey & McKibbin (1970) y Irvine & Chamberlain (1994) y las observadas en el material gallego. En el caso de *P. calcareum*, las dimensiones de tetrasporocistes aportadas en este trabajo coinciden con las indicadas por Woelkerling & Irvine (1986) y Mendoza & Cabioch (1998).

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al proyecto de investigación PGIDIT03PXIB10301PR concedido por la Xunta de Galicia. Agradecemos al doctor Matt Dring y a la doctora Christine Maggs por facilitar el uso de las instalaciones del Departamento de microscopía de Queen's University of Belfast (Irlanda del Norte, Reino Unido) mediante el programa de becas de la Unión Europea Marie Curie; igualmente a Emilio Soler Onís por su inestimable ayuda en las observaciones de microscopía electrónica y a Charmaine Blake por sus consejos en la preparación de muestras para microscopio electrónico de barrido.

Referencias

- Adey WH & Adey PJ. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of epilithic crustose Corallinales of the British Isles. *British Phycological Journal* 8: 343-407.
- Adey WH & McKibbin DL. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in the Ría de Vigo. *Botanica Marina* 13: 100-106.
- Afonso-Carrillo J & Gil-Rodríguez MC. 1982. Sobre la presencia de un fondo de «maërl» en las Islas Canarias. *Collectanea Botanica* 13: 703-708.
- Ballesteros E. 1989. Composición y estructura de los fondos de maërl de tossa de Mar (Gerona, España). *Collectanea Botanica* 17: 161-182.
- Bárbara I, Cremades J & Veiga AJ. (2004). A floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis* 28: 35-46.
- Barberá C, Bordehore C, Borg JA, Glémarec M, Grall J, Hall-Spencer J.M, De la Huz Ch, Lanfranco E, Lasstra M, Moore PG, Mora J, Pita ME, Ramos-Esplá AA, Rizzo M, Sánchez-Mata A, Seva A, Schembri PJ & Valle C. 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 65-76.
- Birkett DA, Maggs C & Dring MJ. 1998. Maërl. An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. *Scottish Association for Marine Science*, 5: 1-116.
- Blunden G, Farnham WF, Jephson N, Fenn RH & Plunkett BA. 1977. The composition of maërl from the Glenan Islands of Southern Brittany. *Botanica Marina* 20: 121-125.
- Bordehore C, Ramos-Esplá AA & Riosmena-Rodríguez R. 2003. Comparative study of two maërl beds with different otter trawling history, SE Iberian Peninsula. *Marine and Freshwater Ecosystems Aquatic Conservation* 13: 543-554.
- Bosence, DW. 1976. Ecological studies on two unattached coralline algae from western Ireland. *Palaeontology* 19: 365-395.
- Bressan G. 1973/74. Rodoficee calcaree del mari italiano. *Bollettino della Società Adriatica di Scienze* 59: 1-132.
- Cabioch J. 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux Mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Botanica Marina* 9: 33-53.
- Cabioch J. 1974. Un fond de maërl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Bulletin de la Société Phycologique de la France* 19: 74-82.

- Cabioch J. 1997. Les phytocénoses et biocénoses remarquables ou particulièrement menacées. Le maërl. In Les Biocénoses Marine et Littorales Françaises des Côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord. Synthèse, Menaces et Perspectives (Dauvin JC, ed.) Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, pp. 144-147.
- Cabioch J & Giraud G. 1978. Apport de la microscopie électronique à la comparaison de quelques espèces de *Lithothamnium* Philippi. *Phycologia* 17: 369-381.
- Cremades J, Bárbara I & Veiga AJ. 1997 *Amphiroa vanbosseae* (Corallinales, Rhodophyta) on European Atlantic coasts. *Cryptogamie, Algologie* 18: 11-17.
- De Grave S, Fazakerley H, Kelly L, Guiry MD, Ryan M & Walshe J. 2000. A study of selected maërl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Marine Resource Series* 10: 1-44.
- Donze M. 1968. The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW. Spain). *Blumea* 16: 159-192.
- Grall J & Glémarec M. 1997. Biodiversité des fonds de maërl en Bretagne: approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie et Milieu* 47: 339-349.
- Hall-Spencer JM. 1995. The effects of scallop dredging on maërl beds in the firth of Clyde. *Porcupine Newsletter* 6: 16-18.
- Hily C, Potin P & Floch JL. 1992. Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Marine Ecology Progress Series* 85: 115-130.
- Irvine LM & Chamberlain YM. 1994. Seaweeds of British Isles. Volume 1 Rhodophyta, Part 2B Corallinales, Hildenbrandiales. London: The Natural History Museum.
- Mannino AM, Castriota L, Beltrano LM & Sunseri G. 2002. The epiflora of a rhodolith bed from the Island of Ustica (Southern Tyrrhenian Sea). *Flora Mediterranea* 12: 11-28.
- Mendoza ML & Cabioch J. 1998. Étude comparée de la reproduction de *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin et *Lithothamnion corallioides* (P. & H. Crouan) P. & H. Crouan (Corallinales, Rhodophyta), et reconsiderations sur la définition des genres. *Canadian Journal of Botany* 76: 1433-1445.
- Miranda F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 34: 165-180.
- Niell FX. 1970. Adiciones a la flora de algas bentónicas de la ría de Vigo. *Investigación Pesquera* 34: 299-308.
- Otero-Schmitt J & Pérez-Cirera JL. 2002. Infralittoral benthic biocenoses from northern Ría de Muros, Atlantic coast of northwest Spain. *Botanica Marina* 45: 93-122.
- Pérez-Cirera JL, Cremades J & Bárbara I. 1989. *Grateloupia lanceola* (Cryptonemiales, Rhodophyta) en las costas de la Península Ibérica: Estudio morfológico y anatómico. *Lazaroa* 11: 123-134.
- Seoane Camba J. 1957. Algas superiores de las rías bajas gallegas. *Investigación Pesquera* 8: 15-28.
- Seoane Camba J & Campo Sancho J. 1968. Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca* 7: 333-344.
- Woelkerling WJ & Irvine, LM. 1986. The Typification and Status of *Phymatolithon* (Corallinales, Rhodophyta). *British Phycological Journal* 21: 55-80.

2.- *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming species for the NE Atlantic. 2009b. Enviado a *Journal of Phycology*.

Resumen:

Se describe la nueva especie *Mesophyllum sphaericum* basándose en especímenes recolectados en un banco de maërl submareal de Galicia (N.O. Península Ibérica). Los talos son esféricos (hasta 10 cm) y presentan organización radial, compuestos por filamentos medulares compactos dispuestos en arcos. Las células epitalinas presentan paredes celulares externas aplanadas a redondeadas, y están dispuestas en una única capa. Las células subepitalinas iniciales son iguales o más alargadas que las células dispuestas en la capa inferior. Las fusiones celulares son abundantes. Los conceptáculos de tetrasporocistes son multiporados y prominentes, con techo plano o cóncavo, no presentan un borde periférico elevado. Los filamentos que bordean el canal del poro están compuestos por 5-6 células (al igual que el resto de filamentos del conceptáculo), de las cuales las basales son más alargadas y estrechas. Los conceptáculos de carposporocistes son uniporados, prominentes y con forma cónica. Los conceptáculos de espermatocistes no fueron observados. Los resultados moleculares sitúan a *M. sphaericum* próximo a *M. erubescens*. Por otra parte, *M. sphaericum* es anatómicamente similar a *M. canariense*. El examen del holotipo y otros especímenes de herbario de *M. canariense* indicó que ambas especies presentan los filamentos que bordean el canal del poro están compuestos por células alargadas, pero difieren en el número de células (5-6 en *M. sphaericum* vs 4 en *M. canariense*). Basándose en el carácter del filamento que bordea el canal del poro, *M. canariense* muestra similitudes con *M. erubescens* (3-5 células). Sin embargo, las células epitalinas de *M. canariense* presentan paredes celulares externas en forma de copa, mientras que *M. erubescens* las presenta con morfologías redondeada y aplanada, tal como se describe para el género *Mesophyllum*. La presencia de *M. sphaericum* como nueva especie formadora de maërl en Europa demuestra que los fondos de maërl europeos son comunidades estructuralmente complejas y que pueden ser más diversas de lo que se conocía hasta el momento.

Journal of Phycology

Journal of **PHYCOLOGY**
An International Journal of Algal Research

Mesophyllum sphaericum sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming species from the NE Atlantic

Journal:	<i>Journal of Phycology</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Regular Article
Date Submitted by the Author:	
Complete List of Authors:	Peña, Viviana; Universidade da Coruña, Departamento de Biología Animal, Biología Vexetal e Ecoloxía Adey, Walter; US National Herbarium, Department of Botany; Smithsonian Institution, Botany Rosmena Rodriguez, Rafael; UABCS, Marine Biologu Jung, Moon-Yung; Korea Polar Research Institute, Division of Polar Biology and Ocean Sciences Afonso Carillo, Julio; Universidad de La Laguna, Departamento de Biología Vegetal (Botánica) Choi, Han-Gu; Kangnung National University, Biology Barbara, Ignacio; Universidade da Coruña, Departamento de Biología Animal e Biología Vexetal
Keywords:	Corallinales, Galicia, Iberian Peninsula, maërl, Mesophyllum canariense, Mesophyllum erubescens, Mesophyllum sphaericum, NE Atlantic, nuclear SSU rDNA, rhodolith
Category:	Phylogenetics and Taxonomy, Morphology

 **scholarONE™**
Manuscript Central



- 1 *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming
- 2 species from the NE Atlantic ¹
- 3
- 4 *Viviana Peña* ²
- 5 Laboratorio de Algas Marinas, Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y
- 6 Ecología, Universidad de A Coruña. Campus de A Zapateira, S/N. A Coruña. E-15071,
- 7 Spain.
- 8 *Walter H. Adey*
- 9 Department of Botany, US National Herbarium, Washington, DC 20560, USA
- 10 *Rafael Riosmena-Rodríguez*
- 11 Programa de Investigación en Botánica Marina. Departamento de Biología Marina,
- 12 Universidad de Baja California Sur (UABCS). Apartado postal 19-B, km. 5.5 Carretera
- 13 al sur, La Paz, B.C.S. 23080, Mexico.
- 14 *Moon-Yung Jung*
- 15 Division of Polar Biology and Ocean Sciences, Korea Polar Research Institute, KORDI,
- 16 7-50 Songdo-dong, Yeosu-gu, Incheon 406-840, Korea.
- 17 *Julio Afonso-Carrillo*
- 18 Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Universidad de La Laguna, La Laguna,
- 19 Canary Islands, E-38271, Spain.
- 20 *Han-Gu Choi*
- 21 Division of Polar Biology and Ocean Sciences, Korea Polar Research Institute, KORDI,
- 22 7-50 Songdo-dong, Yeosu-gu, Incheon 406-840, Korea.
- 23 *and Ignacio Bárbara*



- 1 Laboratorio de Algas Marinas, Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y
- 2 Ecología. Universidad de A Coruña. Campus de A Zapateira, S/N. A Coruña. E-15071,
- 3 Spain.
- 4
- 5 ²Corresponding author: vpena@udc.es. Fax number: (+34)981167065.
- 6
- 7 Running title: *Mesophyllum sphaericum* from Atlantic maërl beds.



1 **Abstract**

2 *Mesophyllum sphaericum* Peña, Bárbara, Adey, Riosmena-Rodríguez et Choi is
 3 described based on spherical maërl individuals (up to 10 cm) collected in a subtidal
 4 maërl bed in Galicia (NW Spain). The thalli of these specimens are radially-organized,
 5 composed of arching tiers of compact medullary filaments. Epithallial cells have
 6 flattened to rounded outermost walls and they occur in a single layer. Subepithallial
 7 initials are as long, or longer, than the daughter cells that subtend them. Cell fusions are
 8 abundant. Multiporate asexual conceptacles are protruding, mound-like with a flattened
 9 pore plate, lacking a peripheral raised rim. Filaments lining the pore canal and the
 10 conceptacle roof are composed of 5–6 cells with straight elongate and narrow cells at
 11 their base. Carposporangial conceptacles are uniporate, protruding, conical.
 12 Spermatangial conceptacles were not observed. Molecular results placed *M. sphaericum*
 13 near to *M. erubescens*, but *M. sphaericum* is anatomically close to *M. canariense*. The
 14 examination of the holotype and herbarium specimens of *M. canariense* indicated that
 15 both species have pore canal filaments with elongate basal cells but they differ in
 16 number of cells (5–6 in *M. sphaericum* vs 4 in *M. canariense*). Based on the character of
 17 pore canal filaments, *M. canariense* shows similarities with *M. erubescens* (3–5 celled).
 18 The outermost walls of epithallial cells of *M. canariense* are flared compared to round
 19 to flattened ones of *M. erubescens*, the latter being widely accepted for the genus
 20 *Mesophyllum*. The addition of *M. sphaericum* as new maërl-forming species suggests
 21 that European maërl beds are more biodiverse than previously understood.

22

23 **Key index words:** Corallinales, Galicia, Iberian Peninsula, maërl, *Mesophyllum*
 24 *canariense*, *Mesophyllum erubescens*, *Mesophyllum sphaericum*, NE Atlantic, nuclear
 25 SSU rDNA, rhodolith.

3



1 **Abbreviations:** TBR branch, tree-bisection-reconnection branch, TrN model, Tamura-
 2 Nei model.



1 Introduction

2 The genus *Mesophyllum* was described by Lemoine (1928) based on the presence of
3 a medulla (hypothallium) disposed in concentric rows (coaxial) separated by thicker
4 walls and the presence of multiporate asexual conceptacles. This genus, originally
5 described as intermediate between *Lithophyllum* and *Lithothamnion*, included 10 non-
6 fossil species and 6 fossil species. Most of these species were reported from tropical
7 regions except *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine. Although this latter species
8 was specified as the holotype (Hamel and Lemoine 1952), a recent assessment of the
9 genus *Mesophyllum* designated an epitype because of the absence of the original Ellis'
10 specimens (Woelkerling and Irvine 1986, 2007).

11 Since the original description of *Mesophyllum*, further features were provided as
12 diagnostic such as the coaxial arrangement of the medulla, contiguous filaments
13 connected by cell fusions rather than secondary pits, elongate subepithallial initial cells,
14 outermost walls of epithallial cells rounded to flattened and the occurrence of simple
15 spermatangial mother cell systems on the floor walls and roof of conceptacle chambers
16 (Adey and Johansen 1972, Cabioch 1972, Adey and Adey 1973, Johansen 1976,
17 Lebednik 1977a, 1978, Woelkerling and Irvine 1986). These features were not
18 exclusive of this genus, including the coaxial medulla which was also reported in
19 *Clathromorphum* and *Synarthrophyton* (Woelkerling and Harvey 1992, Vidal et al.
20 2003). In order to delimitate *Mesophyllum* from other genera of Melobesioideae,
21 Woelkerling and Harvey (1993) suggested a combination of features which were
22 previously described by different authors for vegetative anatomy (internal construction
23 monomerous, haustoria absent, terminal epithallial cells rounded or flattened but not
24 flared, subepithallial initial cells as long or longer than cells subtending them) and
25 spermatangial initials forming simple spermatangial filaments directly from



meristematic cells, which are overlain by a layer of protective cells, conceptacle roofs formed centripetally from groups of peripheral filaments.

A total of 26 characters related to substrate orientation, vegetative anatomy and morphology and reproduction, which were previously proposed for the identification of *Mesophyllum* species, were re-examined in Woelkerling and Harvey (1992, 1993). They concluded that only features related with the sporangial conceptacle (roof morphology and pore canal structure) were consistent and consistently available for the delimitation of the Southern Australian *Mesophyllum* species. These features were included and taken into account in later studies carried out in Europe (Irvine and Chamberlain 1994, Athanasiadis 1999, Cabioch and Mendoza 1998, 2003), South Africa (Keats and Chamberlain 1994, Chamberlain and Keats 1995, Chamberlain 2000, Maneveldt et al. 2008), Pacific coast of North America (Athanasiadis et al. 2004), Indonesia (Verheij 1993), Australia and New Zealand (Ringeltaube and Harvey 2000, Harvey et al. 2005) and Brazil (De Castro et al. 2008). Nevertheless, the value of these features for species delimitation has been recently questioned. Broom et al. (2008) pointed out that *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Lemoine cannot be separated as distinct species from *M. printzianum* Woelkerling et Harvey, despite the fact that both differ in roof conceptacle morphology (flat-topped vs sunken pore plate). According Vidal et al. (2003), the genus *Mesophyllum* is currently undergoing rapid evolution; thus diagnostic features are not well defined.

The genus *Mesophyllum* is widely distributed from the tropics to temperate regions, although it has not been found in the high Arctic. It occurs under different growth forms (from encrusting to fruticose or foliose), unbranched or with dorsiventral organized lamellate branches to radial organized protuberances (Adey et al. 1982, Woelkerling and Irvine 1986, Woelkerling 1988, Woelkerling and Harvey 1993, Irvine and



1 Chamberlain 1994, Keats and Chamberlain 1994, Cabioch and Mendoza 1998, 2003,
 2 Athanasiadis et al. 2004). Although it is represented by more than 60 species
 3 (Athanasiadis et al. 2004), a world monograph for this genus has not been produced
 4 (Woelkerling and Harvey 1993). On the NE Atlantic and Mediterranean coasts, five
 5 *Mesophyllum* species are currently recognized: *M. alternans* (Foslie) Cabioch et
 6 Mendoza, *M. expansum* (Philippi) Cabioch et Mendoza, *M. lichenoides*, *M.*
 7 *macroblastum* (Foslie) Adey and an endemic species from the Aegean Sea *M.*
 8 *macedonis* Athanasiadis (Woelkerling and Irvine 1986, Basso 1994, Irvine and
 9 Chamberlain 1994, Cabioch and Mendoza 1998, 2003, Athanasiadis 1999). In the
 10 Macaronesian region, *M. canariense* (Foslie) Lemoine is also reported (Lemoine 1929,
 11 Reyes and Afonso-Carrillo 1993, John et al. 2003). All these species have been
 12 described as encrusting foliaceous thalli, although with lamellae or protuberances more
 13 or less adherent to the substratum. However, unattached maërl specimens of *M.*
 14 *alternans* were recorded in the Mediterranean (Basso 1994, Cabioch and Mendoza
 15 1998), and unattached sterile specimens assigned to *M. lichenoides* occur in the British
 16 Isles (Woelkerling and Irvine 1986, Irvine and Chamberlain 1994). The unattached
 17 growth produced branches rather than the foliose and lamellate thalli of Mediterranean
 18 encrusting species (Basso 1996).

19 In the northwestern Iberian Peninsula, the genus *Mesophyllum* has only been
 20 represented by encrusting thalli of *M. lichenoides*. The sole record of *M. expansum* was
 21 made by Donze (1968), as *Pseudolithophyllum expansum* (Philippi) Lemoine. The rest
 22 of the Galician records correspond to *Lithophyllum stictaeforme* (Areschoug) Hauck (as
 23 *L. frondosum* (Dufour) Furnari, Cormaci et Alongi by Veiga et al. 1998 and Bárbara et
 24 al. 2002). Those records were incorrectly transferred to *M. expansum* in the taxonomic
 25 updating of the Galician checklist (Bárbara et al. 2005).



1 During recent extensive surveys of the Galician maërl beds, several unattached
2 fruticose and spherical specimens of greater size were found in a subtidal maërl bed
3 (Fig. 1a) and also as drift on a maërl beach in the Ría de Arousa (Peña and Bárbara
4 2008a). These specimens are typically larger than the dominant species *Phymatolithon*
5 *calcareum* (Pallas) Adey et McKibbin. Anatomical features observed in the new
6 material do not match with previous maërl-forming species reported from the Galician
7 region such as *P. calcareum* and *Lithothamnion corallioides* (P.L. Crouan et H.M.
8 Crouan) P.L. Crouan et H.M. Crouan (Hamel 1928, Miranda 1934, Donze 1968, Adey
9 and McKibbin 1970, Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2004). Diagnostic features
10 and molecular investigations revealed that this is a new fruticose *Mesophyllum* species
11 not related to other species. Based on recent evaluations of characters used in delimiting
12 genera of non-geniculate Corallinaceae and our molecular data, we propose
13 *Mesophyllum sphaericum* as new species and a new maërl-forming species for the
14 European coast. Despite the sampling effort carried out in the Galician maërl beds
15 during the last several years (Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2004, 2006,
16 2008a,b), the occurrence of *M. sphaericum* is currently restricted to a unique maërl bed
17 in the Ría de Arousa (Galicia, Spain).

19 **Materials and methods**

20 Unattached plants of *Mesophyllum sphaericum* were collected by dredging and
21 SCUBA diving at 3 m depth off Benencia Island as well as in drift on the maërl beach
22 (Galicia, Spain). Collections were carried out at different months (February, April, May,
23 July, August, October and November) during 2004–2008. For anatomical study,
24 specimens were fixed in 4% formalin in seawater in the field and transported to the
25 laboratory where they were preserved in total darkness at 4°C. The growth-form of



1 specimens was characterized according to Woelkerling et al. (1993). For the molecular
2 study, fresh specimens of *M. sphaericum* collected in April 2008 and October 2008
3 were oven-dried (50° C) and preserved in double zipper bags with silica gel. Fresh
4 specimens of *M. canariense* were not available for molecular investigations, even
5 though sampling surveys were carried out in the Canary Islands.

6 *Molecular analyses.*

7 Collection information for taxa investigated is provided in Table 1. To determine
8 nuclear SSU rDNA sequences, samples were processed and Genomic DNA from
9 samples was extracted using a DNeasy® Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Germany). The
10 SSU rDNA was PCR-amplified from total genomic DNA using the primer
11 combinations of Saunders and Kraft (1994, 1996). Agarose gel-purification or direct
12 purification with High Pure™ PCR Product Purification Kit (Roche Diagnostics,
13 Indianapolis, IN, USA) or LaboPass PCR Purification Kit (COSMO Genetech, Seoul,
14 Korea) was used to clean PCR products. DNA purified using this method was
15 sequenced using the BigDye™ terminator cycle sequencing ready reaction kit (PE
16 Applied Biosystems [ABI], Foster City, CA, USA). Sequence data were collected using
17 an ABI PRISM 3730 DNA Analyzer. Sequence data were edited using the SeqEd DNA
18 sequence editor (ABI) software package. The edited sequences were aligned relative to
19 one another using the SeqPup multiple alignment program (Gilbert 1995) and MacClade
20 4 program (Maddison and Maddison 2003). The final alignment for SSU consisted of
21 25 taxa, including 22 previously published red algal SSU sequences (Table 1). The 1820
22 aligned nucleotide positions of SSU data were edited to remove the 5' and 3' PCR
23 primer regions (G01 and G07, Saunders and Kraft 1994) as well as ambiguously aligned
24 regions, to yield 1774 sites for phylogenetic inference.



1 Distance, parsimony, and maximum likelihood analyses were completed in PAUP*
2 4.0b10 (Swofford 2002). For distance and maximum likelihood analyses we used
3 Modeltest 3.7 (Posada and Crandall 1998, Posada and Buckley 2004) to determine the
4 best model for our data. The best model was TrN model with a gamma correction for
5 among-site variation (Γ) and invariant sites (I). Distance analyses were completed with
6 neighbor-joining (Saitou and Nei 1987) and were subjected to 2000 rounds of bootstrap
7 resampling (Felsenstein 1985). Maximum likelihood and parsimony analyses
8 (unweighted, gaps treated as missing data) were completed under a heuristic search (10
9 and 100 random additions, respectively) with TBR branch swapping in effect. To
10 estimate the robustness of internal nodes, bootstrap resampling was completed for the
11 parsimony and maximum likelihood analyses (1000 and 100 replicates, respectively;
12 random additions set to 10 in both analyses). The SSU data were also used to generate
13 trees using MrBayes 3.0b4 (Huelsenbeck and Ronquist 2001). 5,000,000 generations
14 were run with four chains and sampling every 100 generations (burn-in subsequently
15 identified at 30,000 generations). In all analyses, unrooted trees were calculated and the
16 ingroup taxa subsequently rooted with *Heydrichia woelkerlingii* as designated outgroup
17 (Bailey and Chapman 1998, Bailey et al. 2004, Broom et al. 2008).

18 *Morphological studies.*

19 Specimens of *Mesophyllum sphaericum* were examined by light microscopy and
20 scanning electron microscopy (SEM, models JEOL JSM 6400 and Leica Stereoscan
21 440). For light microscopy, fragments of selected specimens were previously
22 decalcified and embedded in gelatine according to Cremades et al. (1997). Longitudinal
23 and transverse sections were obtained by hand with a stainless steel razor blade. All the
24 sections were made from branches since the specimens lacked basal crusts. Resulting
25 sections were stained with Harris' hematoxylin (Fragoso-Tejas et al. 1994). Permanent



1 slides were mounted in Karo® syrup (50-80%). Representative material of *M.*
 2 *sphaericum* has been incorporated to the SANT-Algae (University of Santiago de
 3 Compostela, acronyms follow Holmgren et al. 1990). In addition, *M. sphaericum* was
 4 compared with the following *Mesophyllum* species morphologically or geographically
 5 related: *Mesophyllum canariense* (TRH C15-3210 and permanent slides n°1012, 1056,
 6 1057 housed in Trondheim Herbarium, Norway; permanent slides Julio Afonso-Carrillo
 7 (JAC) 58-511, 58-512 and 59-523; PC 0118265 deposited at Museum National
 8 d'Histoire Naturelle, Paris; TFC Phyc 13118, 13206 deposited at Herbario de la
 9 Universidad de La Laguna, Canary Islands; FT-139 deposited at US National
 10 Herbarium), *Mesophyllum lichenoides* (SANT-Algae 21829, 21830), *Mesophyllum*
 11 *erubescens* (isotype FT-148, deposited at US National Herbarium), *Mesophyllum*
 12 *expansum* (TFC Phyc 2546, 2548, 2549, 2585 and 5253).

13 Anatomical terminology.

14 Woelkerling (1988) suggested that some terms employed in classical literature such
 15 as hypothallium, perithallium and epithallium should not be employed as thalli of non-
 16 geniculate Corallinaceae are pseudoparenchymatous and composed of filaments rather
 17 than tissues. While that conclusion is debatable, the present study follows the
 18 anatomical terminology proposed in Woelkerling (1988) for thallus organization
 19 (dorsiventral, radial and isobilateral) and anatomical construction (monomerous,
 20 dimerous). The anatomical terms medulla (equivalent to the terms hypothallium, core)
 21 and cortex (equivalent to the terms perithallium, peripheral region) are employed since
 22 monomerous thalli are considered analogous to the pseudoparenchymatous thalli of
 23 other red algae, except for the presence of epithallial cells (Irvine and Chamberlain
 24 1994) and an intercalary meristem (initials). Cell length is the distance between primary
 25 pit-connections, and cell diameter is the measurement taken perpendicularly to this



1 across the middle of the cell lumen. Conceptacles were observed from transverse
2 sections through the conceptacle pore. Conceptacle measurements were taken according
3 to Adey and Adey (1973) and Irvine and Chamberlain (1994).

4

5 Results

6 *Mesophyllum sphaericum* Peña, Bárbara, Adey, Riosmena-Rodríguez et Choi (Figs 1
7 and 2).

8 *Diagnosis:* Thallus liber, monomerus, rami abundantes, clavato. Epithallium ex unico
9 strato cellularum, cellulae rotundatae et depressae 1-2 µm longis et 3-10 µm latis in
10 transversale sectione, 6-11 µm diametro aspecto superficiali. Cellulae subepithalli
11 elongatae, 6-10 µm longae et 2-7 µm latae. Cortex tenuis, cellulis 5-8 µm longis at 3-4
12 µm latis. Medulla pluristratosum coaxiale, cellulis 10-15 µm longis atque 5-7 µm latis.
13 Conjunctionibus frequentibus. Trichocyti ignota. Conceptacula tetrasporangialia
14 multiporata, elevata, 143-300 µm alta, 225-540 µm diametro; tecto 40-80 µm crasso,
15 sine ore, pori usque ad 50; fila prope poros ex 5-6 cellulis, basin vs cellulis tenuioribus
16 elongatisque poros cingentibus. Tetra-(bi-) sporangiae zonatim divisae, 130-190 µm alta
17 at 50-95 µm diametro. Conceptacula carposporangialia uniporata, elevate, 121-300 µm
18 alta at 395-516 µm lata; carposporae 40-140 µm longis x 27-85 latis. Conceptacula
19 mascula ignota.

20 Thalli unattached, monomerous, densely branched with claviform branches. Single
21 epithallial layer, cells flattened to rounded, 1-2 x 3-10 µm in vertical section, 6-11 µm
22 in diameter in surface view. Subepithallial initials elongate, 6-10 µm x 2-7 µm. Cortex
23 less developed composed of cells 5-8 x 3-4 µm. Medulla coaxial composed of cells 10-
24 15 µm long x 5-7 µm diameter. Cell fusions frequent. Trichocytes absent. Asexual
25 conceptacles multiporate, protruding, 143-300 µm high x 225-540 µm in diameter; roof,



1 without a peripheral rim 40-80 μm thick, up to 50 pores. Filaments lining the pore canal
 2 5-6 celled, with elongate cells at their base. Tetrasporangia and bisporangia zonate, 130-
 3 190 μm long x 50-95 μm wide. Carposporangial conceptacles uniporate, protruding,
 4 121-300 μm x 395-516 μm ; carposporangia 40-140 μm x 27-85 μm . Spermatangial
 5 conceptacles unknown.

6 *Morphology*: Specimens are non-geniculate, unattached, fruticose, densely branched up
 7 to 7th- order branching, and radially organized forming mainly spheroidal rhodoliths, (2)
 8 3-9 (10) cm in diameter (Fig. 1 a-c). Terminal branches are claviform, ending in
 9 rounded to flattened apices, usually 3-5 mm long and 1-2 mm wide, but thicker in
 10 eroded and dead specimens, 2-4 mm wide (Fig. 1c). Colour is pink to purplish pink, and
 11 the texture smooth and glossy.

12 *Anatomy*: Plant structure is pseudoparenchymatous, monomerous and radially-
 13 organized (Fig. 1d). In longitudinal sections of branches, the medulla occupied a large
 14 area up to 1300 μm in thickness (65% of the branch), and consisted of arching tiers of
 15 compact longitudinal filaments composed of cylindrical cells 10-15 x 5-7 μm (Fig. 1, e
 16 and f). In transverse sections of branches, the cell fusions are very evident, and
 17 coenocytes are (5) 8-10 (15) μm in diameter (Fig. 1g). The cortex can be up to 700 μm
 18 in thickness in longitudinal section, composed of cells 5-18 x 3-10 μm (Fig. 1, h and i).
 19 The subepithallial initials are as long, or longer, than cells subtending them, ranging
 20 from 6-10 μm long by 2-7 μm in diameter (Fig. 1j). Each cortical filament produces one
 21 epithallial cell with rounded to flattened outermost walls in transverse section; they are
 22 1-2 μm long by 3-10 μm wide, and are disposed in a single layer; in surface view,
 23 epithallial cells are very thick walled and polygonal, 6-11 μm in diameter (Fig. 1k).
 24 Fusions between cells of neighboring filaments are very abundant but secondary pit-
 25 connections are absent (Fig. 1l). Trichocytes are absent.



1 *Reproductive structures:* Uniporate and multiporate conceptacles occur separately, but
 2 they were occasionally observed in the same rhodolith (Fig. 2a). Multiporate and, more
 3 scarcely, uniporate conceptacles were recorded in February, May, July, October and
 4 November. Spermatangial conceptacles were not seen. Carpogonial conceptacles are
 5 uniporate and conical (Fig. 2b), 75 μm high by 225 μm in diameter, with a chamber of
 6 110 μm high by 125 μm in diameter. Pore canals are about 25 μm in diameter.
 7 Carpogonial filaments extend across conceptacle floor, and consist of a terminal
 8 carpogonium composed of an elongate trichogyne up to 55 μm long ending in a button-
 9 like apex, and 1-2 basal cells 25-40 μm long by 8 μm wide (Fig. 2b). Carposporangial
 10 conceptacles are uniporate, protruding and conical to rounded (Fig. 2, a and c), with a
 11 chamber (121) 187-294 (300) μm high by (395) 400-470 (516) μm in diameter. Cells
 12 projecting into the single conceptacle pore are 200 μm long by 100 μm wide (Fig. 2c).
 13 Carposporangia are rounded to elongate, each (40) 54-100 (140) μm long by (27) 36-75
 14 (85) μm wide. Sporangial conceptacles (Fig. 2d) are multiporate, protruding and
 15 occasionally fused (Fig. 2e); these flattened mound-like structures have a pore plate
 16 lacking differentiation into a peripheral raised rim. Chambers are elliptical, 143-300 μm
 17 high by (225) 267-467 (540) μm wide (Fig. 2, f and g). Tetrasporangia and bisporangia
 18 are 130-150 (190) μm long x (50) 65-75 (95) μm wide (Fig. 2h). Conceptacle roofs are
 19 flat-topped, (40) 45- 53 (80) μm thick, perforated by 30-50 pores (Fig. 2i). Filaments
 20 lining the pore canal are composed of 5-6 cells, with straight, elongate and narrow cells
 21 at their base 5-7 (10) μm long by 2-4 μm wide (Fig. 2, j and k). The upper cells lining
 22 the pore are from 5-6 μm long by 4-5 μm wide to 2-4 μm long by 4-6 μm wide in the
 23 apical cells. The remainder of the roof filaments are 5-6 celled, 3-5 μm long by 4-6 μm
 24 in diameter. The pore canals are 22-30 μm in length, with the basal parts being 11-14
 25 μm in diameter, narrowing in the distal portion to 4-8 μm in diameter. In surface view



(Fig. 2l), the pores are surrounded by a rosette of 7-8 cells (3-5 x 5 µm) sunken and wider than surrounding roof cells. Apical plugs (sporangial plugs) are present. Both uniporate and multiporate senescent conceptacles tend to be buried within the thallus, but are not refilled with new tissue (Fig. 2, m and n).

Etymology: the specific epithet refers to the common morphology of this unattached species.

Habitat: *Mesophyllum sphaericum* occurs as maërl (rhodoliths) in a unique subtidal maërl bed area (1-5 m depth) mixed with *Phymatolithon calcareum* located in the eastern side of the Benencia Island (Galicia, Spain). Dead and eroded individuals were also collected from drift on a maërl beach. The maërl bed which occupies an area of approximately 0.4 km², is composed of large areas of dense maërl cover that support a high species diversity of attached fleshy, filamentous and crustose algae (137 species, Peña and Bárbara, 2008a).

Distribution: Galicia, NW Spain.

Holotype: Benencia Island, Ría de Arousa, Galicia, Spain, 42° 36.036' N, 08° 52.459' W, -3 m depth, V. Peña & I. Bárbara, 14-x-2008, SANT-Algae 21804.

Isotypes: SANT-Algae 21805-21828.

Complementary collection: Benencia Island, Ría de Arousa, Galicia, Spain, 42° 36.036' N, 08° 52.459' W, -3 m depth, V. Peña & I. Bárbara, 13-VII-2004, SANT-Algae 21843. 04-II-2005, SANT-Algae 21831-21841. 25-V-2005, SANT-Algae 21844-21854. 11-XI-2005, SANT-Algae 21842.

Molecular data: The SSU sequences of CH1814, CH1816, CH1818, CH1825, CH1884, CH1888 and CH1891 were identical to each other. The sequence data of CH1814 and CH1891 were deposited in GenBank (Table 1).



1 *Phylogenetic relationships of Mesophyllum species based on nuclear SSU rDNA*
 2 *sequence data.*

3 Eight SSU sequences were newly determined for this study. No ambiguities were
 4 observed in the SSU data. Three (CH1392, CH1814 and CH1891) of them have been
 5 deposited in GenBank (Table 1). A tree was generated by distance analysis with
 6 bootstrap results from the distance and maximum parsimony analyses and posterior
 7 probabilities by Bayesian inference appended for the SSU data (Figs 3 and 4). The
 8 subfamily Melobesioideae was monophyletic with strong support (100% bootstrap
 9 support in all analyses and posterior probabilities) in this tree. Monophyly of the genus
 10 *Mesophyllum*, however, was not supported. Our analyses resolved two distinct clades
 11 among the included *Mesophyllum* spp.: i) the entities including *M. lichenoides*, the type
 12 species of the genus, *M. sphaericum* from Spain, *M. printzianum* from New Zealand, *M.*
 13 *erubescens* from Brazil and three separate clades of *M. erubescens*? from Hawaii and
 14 New Zealand; and ii) a strong supported clade containing *Mesophyllum* sp. from New
 15 Zealand and *M. engelhartii* from South Africa weakly to strongly related with
 16 *Synarthrophyton schielianum* from New Zealand. Maximum parsimony generated six
 17 trees (length = 491, consistency index = 0.692, retention index = 0.729). A strict
 18 consensus of six equally parsimonious solutions differed from the distance tree in the
 19 relative positioning of *Clathromorphum* spp., *Leptophytum* spp. and *Mastophoropsis*
 20 among the Melobesioidean members. There was no support for any of these
 21 relationships (tree not shown). A tree generated by Bayesian inference with posterior
 22 probabilities and bootstrap results from the maximum likelihood analysis appended
 23 (Fig. 4) for the SSU data. The subfamily Melobesioideae was monophyletic with strong
 24 support (100% in posterior probabilities and bootstrap support) as the distance tree.
 25 Monophyly of the genus *Mesophyllum* was not supported, again. Our analyses resolved



1 four paraphyletic clades among the included *Mesophyllum* spp.: i) a single species
2 clade, *M. lichenoides*; ii) a strongly supported clade containing *Mesophyllum* sp. from
3 New Zealand and *M. engelhartii* from South Africa weakly to strongly allied to
4 *Synarthrophyton schielianum* from New Zealand and *S. patena* from South Australia in
5 turn and; iii) a distinct clade consisting of *M. printzianum* from New Zealand and two
6 separate clades of *M. erubescens*? from New Zealand; iv) the weakly related entities
7 including *M. sphaericum* from Spain, *M. erubescens* from Brazil and two separate
8 clades of *M. erubescens*? from Hawaii and New Zealand. *M. sphaericum* was strongly
9 (89 to 100%) allied to the distinct clade *M. erubescens* from Brazil and *M. erubescens*?
10 from Hawaii and it was remote related with *M. erubescens*? from New Zealand in all
11 analyses.

12

13 Discussion

14 *Mesophyllum sphaericum* demonstrates all of the primary features established for the
15 genus *Mesophyllum*: a monomerous thallus with coaxial medulla, long subepithallial
16 initials, cell fusions, absence of secondary pit-connections, epithallial cells flattened
17 with rounded outermost walls and multiporate asexual conceptacles (Adey 1970, Adey
18 and Johansen 1972, Cabioch 1972, Adey and Adey 1973, Johansen 1976, Adey et al.
19 1982, Woelkerling and Irvine 1986, Woelkerling 1988, Irvine and Chamberlain 1994,
20 Athanasiadis et al. 2004, Harvey and Woelkerling 2007, Maneveldt et al. 2008). Despite
21 the fact that spermatangial conceptacles were not observed, and their ontogeny and
22 morphology are considered critical features to distinguish *Mesophyllum* from the genera
23 *Clathromorphum* and *Synarthrophyton* (Lebednik 1978, Woelkerling 1988,
24 Woelkerling and Harvey 1993, Harvey et al. 2003), the Galician specimens differ from
25 these genera in having: i) a medulla composed of arching tiers (strongly coaxial); ii) cell



1 fusions involving most of the adjacent cell walls (smaller in *Synarthrophyton*); iii)
 2 cortex filaments terminating in one epithallial cell at the thallus surface -more than two
 3 than two cells in *Clathromorphum*- (Adey 1970, Adey and Johansen 1972, Lebednik
 4 1977b, Cardinal et al. 1978, Woelkerling 1988, Harvey et al. 1994).
 5 In recent studies of *Mesophyllum* multiporate conceptacles, the morphology and
 6 anatomy of their pore canal filaments compared with the remainder of the roof
 7 filaments, have been considered to be diagnostic (Verheij 1993, Woelkerling and
 8 Harvey 1993, Keats and Chamberlain 1994, Athanasiadis 1999, Cabioch and Mendoza
 9 1998, 2003, Chamberlain 2000, Harvey et al. 2003, 2005). *M. sphaericum* has
 10 multiporate conceptacles with a protruding, but flat topped roof without a peripheral
 11 raised rim. These features were also described for the species *M. lichenoides* and *M.*
 12 *canariense* recorded in the NE Atlantic (Table 2), as well as for the species *M.*
 13 *engelhartii* (Foslie) Adey, *M. erubescens* (Foslie) Lemoine, *M. syrphetodes* Adey,
 14 Townsend et Boykins, *M. crassiusculum* (Foslie) Lebednik and *M. aleuticum* Lebednik,
 15 in which unattached thalli were also reported (Table 3), (although their occurrence was
 16 occasional and even rare in the two latter species, Athanasiadis et al. 2004). Cabioch
 17 and Mendoza (2003) pointed out that *M. expansum* showed multiporate conceptacles
 18 slightly protruding that, according to their figures, had pore canal filaments that were 6-
 19 7 celled. It was also indicated that pore canal filaments were composed of cells longer
 20 than the remainder of the roof cells (or similar according to the table enclosed by the
 21 authors). The examined specimens of *M. expansum* from the Canary Islands exhibited
 22 pore canal filaments that were 6-7 celled, and were wider than the remainder of the roof
 23 cells; all roof filaments including the pore canal filament had elongate basal cells (Table
 24 2). On the other hand, Cabioch and Mendoza (2003) observed in surface views of *M.*
 25 *expansum* pore canals surrounded by 8-9 rosette cells that were sunken and smaller than



1 the rest of roof cells. In addition, this species was characterized by having lamellate
2 thalli and a surface with concentric undulations.

3 In *M. lichenoides*, the pore canal filaments are composed of cells shorter than the
4 remainder of the roof filaments (Table 2); the examination of the Galician *M.*
5 *lichenoides* showed that pore canal filaments were 7-9 celled (basal cells 7-9 μm x 5-7
6 μm , upper cells 5 x 5), whereas the remainder of the roof filaments were 5 celled (9-10
7 μm x 5 μm). In addition, each pore of *M. lichenoides* is surrounded in surface view by
8 7-12 rosette cells that are slightly protruding and similar to the rest of roof cells,
9 whereas *M. sphaericum* showed pores surrounded by 7-8 rosette cells that are sunken
10 and wider than the remainder of the roof cells (Table 2).

11 The general morphology of multiporate conceptacles of *M. sphaericum* is generally
12 similar to that described for *M. canariense* (Foslie 1929, Lemoine 1929, Masaki 1968,
13 Reyes and Afonso-Carrillo 1993, John et al. 2003), but information is lacking on the
14 pore canal filaments in the latter species. The examination of herbarium material of *M.*
15 *canariense* (Fig. 5, a-l) showed that the pore filaments are 4 celled (Fig. 5, h and i),
16 composed of narrow and elongate banana-shaped basal cells (basal cells 11-15 μm x 3-4
17 μm , upper cells 4-6 μm x 3-4 μm), whereas the remainder of the roof filaments are 6
18 celled, 2-6 μm x 4 μm . In surface view, each pore is surrounded by 8 rosette cells that
19 are sunken and smaller than the remainder of the roof cells (Fig. 5j). In addition, the
20 outermost walls of epithallial cells of the specimens of *M. canariense* studied, including
21 the holotype (basal crust region and protuberances) were flared (Fig. 5k), agreeing with
22 the subtriangular shape described by Masaki (1968) for specimens recorded from the
23 Japanese coast. Spermatangial conceptacles have not been observed. Taking into
24 account these observations, *M. sphaericum* showed marked differences with *M.*
25 *canariense* (Table 2). Likewise, thermogeographic models based on the biogeography



1 of crustose coralline algae (Adey and Steneck 2001) distinctly separates the Iberian
 2 Peninsula from the tropical West Atlantic, the latter including the Canary Islands with
 3 warmer temperatures (differences of 7°C in winter and 5°C in summer).

4 Concerning other *Mesophyllum* species in which maerl forms were also reported
 5 (Table 3), *M. sphaericum* as well as *M. aleuticum*, *M. crassiusculum*, *M. engelhartii*, *M.*
 6 *syrphetodes* and *M. erubescens* have in common the presence of protruding multiporate
 7 conceptacles with mound-like to flattened roofs without peripheral raised rims.
 8 However, *M. sphaericum* differs from the remainder of the maerl species in: i) the
 9 number and shape of cells of the pore canal filaments of multiporate conceptacles (5-6
 10 celled with elongate basal cells in *M. sphaericum* vs 6-9 celled with elongate basal cells
 11 in *M. aleuticum*, 6-8 celled similar to the remainder of the roof filaments in *M.*
 12 *crassiusculum*, 4-6 celled similar to the remainder of the roof filaments in *M.*
 13 *engelhartii* and in *M. syrphetodes* and 3-5 celled with elongate, banana-shaped basal
 14 cells in *M. erubescens*, Table 3); ii) the number of cells in the remainder of the roof
 15 filaments (5-6 celled in *M. sphaericum* vs 5-9 celled in *M. aleuticum*, 7-8 celled in *M.*
 16 *crassiusculum*, 4-6 celled in *M. engelhartii* and 4-7 celled in *M. erubescens*, Table 3);
 17 and iii) the number and shape of rosette cells surrounding the pores (7-8 cells sunken
 18 and wide in *M. sphaericum* vs 6-9 cells similar to the rest of roof cells in *M. aleuticum*,
 19 6-10 cells similar to the rest of roof cells in *M. crassiusculum*, 5-9 cells not sunken and
 20 similar to the rest of roof cells in *M. engelhartii* and 7-13 cells sunken and small in *M.*
 21 *erubescens*). In addition, *M. sphaericum* differs from *M. aleuticum*, *M. crassiusculum*
 22 and *M. syrphetodes* in the number of epithallial layers (single layer vs 2-3). Also,
 23 trichocytes were absent in *M. sphaericum*.

24 Nonetheless, our observations indicated that *Mesophyllum canariense* is closely
 25 related to *M. erubescens*. In fact, Reyes and Afonso-Carrillo (1993) already pointed out



1 the similarity between this species with the vegetative anatomy of the protuberances
2 reported in *M. erubescens* by Foslie (1904). This species was reported from the Canary
3 Islands as subfossil species (Lemoine 1964), although this record requires re-
4 confirmation (John et al. 2004). On the other hand, *M. erubescens* is a widely
5 distributed species and highly variable in growth form and anatomical features (Table
6 3). According to the literature, *M. canariense* and *M. erubescens* have in common pore
7 canal filaments with elongate basal cells (4 celled in *M. canariense* vs 3-5 celled in *M.*
8 *erubescens*). However, observations also indicated that *M. canariense* differs from *M.*
9 *erubescens* in the shape of the outermost walls of epithallial cells (flared vs flattened-
10 domed-rounded, Tables 2 and 3). Although the occurrence of flared-like epithallial cells
11 was occasionally reported in the Northern Pacific *M. vancouveriense* (Foslie) Steneck et
12 Paine (Athanasiadis et al. 2004), in *M. canariense* this was a constant feature, over all
13 the specimens studied including the holotype. In addition, the cortex of *M. canariense* is
14 thick walled (Fig. 5l) compared to the thin walled cortex of the isotype of *M. erubescens*
15 (Fig. 5m).

16 On the basis of the presence of elongate basal cells bordering the canal pore,
17 *Mesophyllum incisum* (Foslie) Adey was recently considered a heterotypic synonym of
18 *M. erubescens* (Harvey et al. 2003), despite the fact that both entities differ in the
19 number of sunken rosette cells surrounding the canal pore (6-7 in *M. incisum* vs 7-9 in
20 the holotype of *M. erubescens*, Keats and Chamberlain 1994). Harvey et al. (2005) also
21 proposed to bring together the complex *M. erubescens*- *M. printzianum*, although both
22 species differ in the shape of multiporate conceptacles (flat-topped vs volcano-like).
23 This complex, which was placed as a separate clade in a phylogenetic study, confirmed
24 the genetic diversity of the current entity *M. erubescens* (Broom et al. 2008). In fact, our
25 SSU data indicated that *Mesophyllum sphaericum* was closely related with *M.*



1 *erubescens* from Brazil and *M. erubescens*? from Hawaii and it was remote related with
2 *M. erubescens*? from New Zealand.

3 The taxonomical criteria recently introduced for the genus *Mesophyllum* suggest that
4 the genus and its representative species are taxonomically unstable. Our results agree
5 with recent molecular studies that indicate further studies to clarify the taxonomic
6 position of *Mesophyllum* species (Broom et al. 2008). Given the apparent instability of
7 many diagnostic features used for species delimitation in this genus, we propose the
8 following combination of characters as reliable descriptors for *M. sphaericum*: 1)
9 growth form: fruticose, spherical, unattached forming maërl/rhodolith, 2) thalli radially
10 organized, 3) a single layer of epithallial cells rounded to flattened in section
11 with polygonal, thick walled cells in surface view-, 4) medulla strongly coaxial (arching
12 tiers) composed of cells 10-15 x 5-7; 5) cortical cells 7-18 x 3-10; 6) trichocytes absent;
13 7) multiporate conceptacles protruding, flat-topped without a peripheral raised rim, 8)
14 multiporate conceptacles perforated by 30-50 pores, 9) pore canal liner filaments 5-6
15 celled and composed of elongate and straight basal cells, 10) the remainder of the roof
16 filaments 5-6 celled, 11) 7-8 surface rosette cells sunken and wider than rest of roof
17 cells and 12) buried conceptacles not infilled with new tissue.

18 The occurrence of *Mesophyllum sphaericum*, which is presently restricted to a
19 unique Galician maërl bed, should be taken in account in further conservation plans for
20 the European maërl beds. Conservation measures for the maërl bed of Benencia Island
21 (Ría de Arousa, Galicia, Spain) are required in order to protect this species and type
22 locality; conservation for this species has already been proposed by Peña and Bárbara
23 (2008a).

24

25 **Acknowledgements**



1 This study was supported by the research projects PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta
2 de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER).
3 This work was also supported by a grant from the Basic Research Program of the Korea
4 Science and Engineering Foundation (R01-2006-000-10312-0), a grant from the Basic
5 Research Program of the Korea Polar Research Institute project PE09060, and a grant
6 from CONACYT SEMARNAT to RRR. We thank to Tommy Prestø (Trondheim
7 Herbarium, TRH) and Bruno de Reviers (Muséum National d'Histoire Naturelle, PC)
8 for the loan of the holotype and other herbarium specimens of *Mesophyllum canariense*.
9

References

- 11 Adey W. H. 1970. A revision of the Foslie Crustose Coralline Herbarium. *K. Norske*
12 *Vidensk. Selsk. Skr.* 1970(1):1-46.
- 13
- 14 Adey, W. H. & Adey, P. J. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of epilithic
15 crustose Corallinaceae of the British Isles. *Br. Phycol. J.* 8:343-407.
- 16
- 17 Adey, W. H. & Johansen, H. W. 1972. Morphology and taxonomy of Corallinaceae
18 with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum*, and *Neopolyporolithon* gen
19 nov. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Phycologia* 11(2):159-80.
- 20
- 21 Adey, W. H. & McKibbin, D. L. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon*
22 *calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium corallioides* Crouan in the Ría de
23 Vigo. *Bot. Mar.* 13(2):100-6.

24



- 1 Adey, W. H. & Steneck, R. S. 2001. Thermogeography over time creates biogeographic
- 2 regions: a temperature/space/time-integrated model and an abundance-weighted test for
- 3 benthic marine algae. *J. Phycol.* 37:677-98.
- 4
- 5 Adey, W. H., Townsend, R. A. & Boykins, W. T. 1982. The crustose coralline algae
- 6 (Rhodophyta: Corallinaceae) of the Hawaiian Islands. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*
- 7 15:1-74.
- 8
- 9 Athanasiadis, A. 1999. *Mesophyllum macedonis*, nov. sp. (Rhodophyta, Corallinales), a
- 10 putative Tethyan relic in the North Aegean Sea. *Eur. J. Phycol.* 34(3):239-52.
- 11
- 12 Athanasiadis, A., Lebednik, P. A. & Adey, W. H. 2004. The genus *Mesophyllum*
- 13 (Melobesioideae, Corallinales, Rhodophyta) on the northern Pacific coast of North
- 14 America. *Phycologia* 43(2):126-65.
- 15
- 16 Bailey, J. C. & Chapman, R. L. 1998. A phylogenetic study of the Corallinales
- 17 (Rhodophyta) based on nuclear small-subunit rRNA gene sequences. *J. Phycol.*
- 18 34:692-705.
- 19
- 20 Bailey, J. C., Gabel, J. E. & Freshwater, D. W. 2004. Nuclear 18S rRNA gene sequence
- 21 analyses indicate that the Mastophoroideae (Corallinales, Rhodophyta) is a
- 22 polyphyletic taxon. *Phycologia* 43:3-12.
- 23



- 1 Bárbara, I., Cremades, J., Calvo, S., López-Rodríguez, M. C., & Dosil, J. 2005.
- 2 Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *An. Jard. Bot.*
- 3 *Madr.* 62(1):69-100.
- 4
- 5 Bárbara, I., Cremades, J. & Veiga, A. J. 2004. A floristic study of a maërl and gravel
- 6 subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Bot. Complutensis* 28:35-46.
- 7
- 8 Bárbara, I., Cremades, J., Veiga, A. J., López-Varela, C., Dosil, J., Calvo, S., Peña, V.
- 9 & López-Rodríguez, M. C. 2002. Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 7814-
- 10 7892. *An. Jard. Bot. Madr.* 59(2):292-97.
- 11
- 12 Basso, D. 1994. Study of living calcareous algae by a palaeontological approach: the
- 13 non-geniculate Corallinaceae (Rhodophyta) of the soft bottoms of the Tyrrhenian Sea
- 14 (Western Mediterranean). The genera *Phymatolithon* Foslie and *Mesophyllum* Lemoine.
- 15 *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 100(4):575-96.
- 16
- 17 Basso, D. 1996. Adaptative strategies and convergent morphologies in some
- 18 Mediterranean coralline algae. *Boll. Soc. Paleont. Ital.* 3:1-8.
- 19
- 20 Bressan, G. & Babbini, L. 2003. Corallinales del mar Mediterraneo: guida alla
- 21 determinazione. *Soc. Ital. Biol. Mar.* 10(2):1-237.
- 22
- 23 Broom, J., Hart, D. R., Farr, T., Nelson, W., Neill, K., Harvey, A. S., Woelkerling, W. J.
- 24 2008. Utility of psbA and nSSU for phylogenetic reconstruction in the Corallinales based
- 25 on New Zealand taxa. *Mol. Phylogenet. Evol.* 46:958-73.



- 1
- 2 Cabioch, J. 1972. Etude sur les Corallinacées. II.-La morphogenese: conséquences
- 3 systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. Mar.* 13:137-288.
- 4
- 5 Cabioch, J. & Mendoza, M. L. 1998 *Mesophyllum alternans* (Foslie) comb. nov.
- 6 (Corallinales, Rhodophyta), a mediterraneo-atlantic species, and new considerations on
- 7 the *Lithothamnion philippii* Foslie complex. *Phycologia* 37(3):208-21.
- 8
- 9 Cabioch, J. & Mendoza, M. L. 2003. *Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. nov.
- 10 (Corallinales, Rhodophytes), et mise au point sur les *Mesophyllum* des mers d'Europe.
- 11 *Cah. Biol. Mar.* 44:257-73.
- 12
- 13 Cardinal, A., Cabioch, J. & Gendron, L. 1978. Les corallinacées (Rhodophyta,
- 14 Crytonemiales) des côtes du Québec. 1. *Clathromorphum* Foslie (1). *Cah. Biol. Mar.*
- 15 19:175-87.
- 16
- 17 Chamberlain, Y. M. 2000. *Mesophyllum capense* (Rosanoff) comb. nov. (Rhodophyta,
- 18 Corallinaceae) from South Africa. *Cryptogamie, Algal.* 21:365-79.
- 19
- 20 Chamberlain, Y. M. & Keats, D. 1995. The melobesoid alga *Mesophyllum engelhartii*
- 21 (Rhodophyta, Corallinaceae) in South Africa. *S. Afr. Tydsr. Plantk.* 61(3):134-46.
- 22
- 23 Cremades, J., Bárbara, I. & Veiga, A. J. 1997. *Amphiroa van-bossee* (Corallinales,
- 24 Rhodophyta) on European Atlantic coasts. *Cryptogamie, Algal.* 18(1):11-8.
- 25



- 1 De Castro, J. M., Pita de Beauclair, S. M., Donnangelo, A., Farias, J. & Horta, P. A.
- 2 2008. Aspectos taxonômicos de três espécies de coralináceas nao articuladas do litoral
- 3 do estado da Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 59(1):75-86.
- 4
- 5 Donze, M. 1968. The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW. Spain). *Blumea*
- 6 16:159-92.
- 7
- 8 Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap.
- 9 *Evolution* 39:783-91.
- 10
- 11 Foslíe, M. 1904. I. Lithothamnionae, Melobesiae, Mastophoreae, *Siboga Expeditie*
- 12 61:10-77.
- 13
- 14 Foslíe, M. 1929. Contributions to a monograph of the Lithothamnion. *K. Norske Vidensk.*
- 15 *Selsk. Museet* 1:1-60.
- 16
- 17 Fragoso-Tejas, D., Márquez-Guzmán, J. & Novelo, E. 1994. Técnicas de tinción
- 18 modificadas para el estudio de algas coralinas no geniculadas (Rhodophyta). *Ciencias*
- 19 *Marinas* 20(4):487-510.
- 20
- 21 Gilbert, D. G. 1995. *SeqPup, a biosequence editor and analysis application*. Biological
- 22 Department, Indiana University, Bloomington.
- 23
- 24 Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2009. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication,
- 25 National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.



- 1
2 Hamel, G. 1928. Les algues de Vigo. *Rev. Algol.* 4:81-95.
3
4 Hamel, G. & Lemoine, Mme. P. 1952. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord.
5 *Archs. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris* 7:15-136.
6
7 Harvey, A. S. & Woelkerling, W. J. 2007. Guía para la identificación de rodolitos de
8 algas rojas coralinas no geniculadas (Corallinales, Rhodophyta). *Ciencias Marinas*
9 33(4):411-26.
10
11 Harvey, A. S., Woelkerling, W. J., Farr, T. & Nelson, W. 2005. Coralline algae of
12 central New Zealand. An identification guide to common crustose species. *NIWA*
13 *Information Series* 57:1-145.
14
15 Harvey, A. S., Woelkerling, W. J. & Millar, A. 2003. An account of the Hapalidiaceae
16 (Corallinales, Rhodophyta) in south-eastern Australia. *Aust. Syst. Bot.* 16:647-98.
17
18 Harvey, A. S., Woelkerling, W. J. & Wilks, K. M. 1994. The genus *Synarthrophyton*
19 (Corallinaceae, Rhodophyta) in southern Australia. *Phycologia* 33(5):331-42.
20
21 Holmgren, P. K., Holmgren, N. H. & Barnett, L. C. 1990. *Index herbariorum. Part I:*
22 *The Herbaria of the World.* New York Botanical Garden, New York, 693 pp.
23
24 Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of
25 phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754-5.



- 1
- 2 Huvé, H. 1955. Contribution a l'étude des fonds a Lithothamnium (?) solutum Foslie
- 3 (=Lithophyllum solutum (Foslie) Lemoine) de la region de Marseille. *Rec. Trav. St.*
- 4 *Mar. End.* 18(1):105-33.
- 5
- 6 Irvine, L. M. & Chamberlain, Y. M. 1994. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1*
- 7 *Rhodophyta. Part 2B, Hildenbrandiales.* The Natural History Museum, London, UK,
- 8 276 pp.
- 9
- 10 Johansen, H. W. 1976. Phycological Reviews 4. Current status of generic concepts in
- 11 coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia* 15(2):221-44.
- 12
- 13 John, D. M., Lawson, G. W. & Ameka, G. K. 2003. The marine macroalgae of the
- 14 tropical west Africa sub-region. *Nova Hedwigia* 125:1-217.
- 15
- 16 John, D. M., Prud'homme van Reine, W., Lawson, G. W., Kostermans, T. B. & Price, J.
- 17 H. 2004. A taxonomical and geographical catalogue of the seaweeds of the western
- 18 coast of Africa and adjacent islands. *Nova Hedwigia* 127:1-139.
- 19
- 20 Keats, D. & Chamberlain Y. M. 1994. Two melobesoid coralline algae (Rhodophyta,
- 21 Corallinales), *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Lemoine and *Mesophyllum funafutiense*
- 22 (Foslie) Verheij from Sodwana Bay, South Africa. *S. Afr. J. Bot.* 60(3):175-90.
- 23



- 1 Keats, D. & Maneveldt, G. 1997. First report of the melobesioid alga (Corallinales,
- 2 Rhodophyta) *Mesophyllum incisum* (Foslie) Adey in South Africa. *S. Afr. J. Bot.*
- 3 63(4):201-9.
- 4
- 5 Lebednik, P. A. 1977a. Postfertilization development in *Clathromorphum*, *Melobesia*
- 6 and *Mesophyllum* with comments on the evolution of the Corallinaceae and the
- 7 Cryptonemiales (Rhodophyta). *Phycologia* 16(4): 379-406
- 8
- 9 Lebednik, P. A. 1977b. The Corallinaceae of northwestern North America. I.
- 10 *Clathromorphum* Foslie emend. Adey. *Syesis* 9:59-112.
- 11
- 12 Lebednik, P. A. 1978. Development of male conceptacles in *Mesophyllum* Lemoine and
- 13 other genera of the Corallinaceae (Rhodophyta). *Phycologia* 17(4):388-95.
- 14
- 15 Lemoine, Mme. P. 1928. Un nouveau genre de Mélobésiées: *Mesophyllum*. *Bull. Soc.*
- 16 *Bot. Fr.* 75:251-4.
- 17
- 18 Lemoine, Mme. P. 1929. Melobesieae. In Börgesen, F. [Ed.] *Marine algae from the*
- 19 *Canary Islands especially from Tenerife and Gran Canaria*. K. danske Vidensk. Selsk.
- 20 *Biol. Medd.* 8(1):19-68.
- 21
- 22 Lemoine, Mme. P. 1964. Contribution a l'étude des Mélobésiées de l'archipel du Cap
- 23 Vert. *Proc. 4th ISS*:234-9.
- 24



- 1 Maddison, W. & Maddison, D. 2003. *MacClade*, 4.06. Sinauer Associates, Sunderland,
- 2 MA, USA.
- 3
- 4 Maneveldt, G. W., Chamberlain, Y. M. & Keats, D. W. 2008. A catalogue with keys to
- 5 the non-geniculate coralline algae (Corallinales, Rhodophyta) of South Africa. *S. Afr. J.*
- 6 *Bot.* 74:555-66.
- 7
- 8 Masaki, T. 1968. Studies on the Melobesioideae of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido*
- 9 *Univ.* 16(1/2):1-80.
- 10
- 11 Miranda, F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Bol. R.*
- 12 *Soc. Esp. Hist. Nat., Secc. Biol.* 34:165-80.
- 13
- 14 Oliveira, E. C., Österlund, K. & Mtolera, M. S. P. 2005. *Marine plants of Tanzania. A*
- 15 *field guide to the seaweeds and seagrasses*. Stockholm University, Stockholm, 267 pp.
- 16
- 17 Peña, V. & Bárbara, I. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre
- 18 *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* en dos bancos de maërl de la
- 19 Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). *An. Biol.* 26:21-7.
- 20
- 21 Peña, V. & Bárbara, I. 2006. Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las
- 22 Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *N. A. C. C.*
- 23 *(Biol.)* 15:7-25.
- 24



- 1 Peña, V. & Bárbara, I. 2008a. Biological importance of an Atlantic European maërl bed
- 2 off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Bot. Mar.* 51(6):493-505.
- 3
- 4 Peña, V. & Bárbara, I. 2008b. Maërl community in the north-western Iberian peninsula:
- 5 a review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conserv. Mar. Freshw.*
- 6 *Ecosyst.* 18:339-66.
- 7
- 8 Posada, D. & Buckley, T. R. 2004. Model selection and model averaging in
- 9 phylogenetics: advantages of the AIC and Bayesian approaches over likelihood ratio
- 10 tests. *Sys. Biol.* 53:793-808.
- 11
- 12 Posada, D. & Crandall, K. A. 1998. Modeltest: Testing the model of DNA substitution.
- 13 *Bioinformatics* 14:817-8.
- 14
- 15 Reyes, J. & Afonso-Carrillo, J. 1993. Morphology and anatomy of *Mesophyllum*
- 16 *canariense* (Corallinaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Courier Forsch.-Inst.*
- 17 *Senckenberg* 159:127-32.
- 18
- 19 Ringeltaube, P. & Harvey, A. S. 2000. Non-geniculate coralline algae (Corallinales,
- 20 Rhodophyta) on Heron Reef, Great Barrier Reef (Australia). *Bot. Mar.* 43(5):431-54.
- 21
- 22 Saitou, N. & Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for
- 23 reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4:406-25.
- 24



- 1 Saunders, G. W. & Kraft, G. T. 1994. Small-subunit rRNA gene sequences from
- 2 representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales
- 3 (Rhodophyta) I. Evidence for the Plocamiales ord. nov. *Can. J. Bot.* 72:1250-63.
- 4
- 5 Saunders, G. W. & Kraft, G. T. 1996. Small-subunit rRNA gene sequences from
- 6 representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales
- 7 (Rhodophyta). 2. Recognition of the Halymeniales ord. nov. *Can. J. Bot.* 74:694-707.
- 8
- 9 Swofford, D. L. 2002. *PAUP**. *Phylogenetic analysis using parsimony (* and other*
- 10 *methods)*, v. 4.0b10 PPC. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- 11
- 12 Veiga, A. J., Cremades, J. & Bárbara, I. 1998. A catalogue of the marine benthic algae
- 13 of the Sisargas Islands (N.W. Iberian Peninsula, Spain). *Bol. Mus. Mun. Funchal* 5:481-
- 14 93.
- 15
- 16 Verheij, E. 1993. *Marine plants on the reefs of the Spermonde Archipelago, SW*
- 17 *Sulawesi, Indonesia: aspects of taxonomy, floristics, and ecology*. Ph.D. dissertation,
- 18 Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden, Netherlands, 320 pp.
- 19
- 20 Vidal, R., Meneses, I. & Smith, M. 2003. Molecular genetic identification of crustose
- 21 representatives of the order Corallinales (Rhodophyta) in Chile. *Mol. Phylogenet. Evol.*
- 22 28:404-19.
- 23



- 1 Woelkerling, W. J. 1983. A taxonomic reassessment of *Lithothamnion* (Corallinaceae,
- 2 Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. *Br. Phycol. J.*
- 3 18:299-327.
- 4
- 5 Woelkerling, W. J. 1988. *The Coralline Red Algae: an analysis of the genera and*
- 6 *subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. Oxford University Press, London, Oxford,
- 7 UK, 268 pp.
- 8
- 9 Woelkerling, W. J. & Harvey, A. S. 1992 *Mesophyllum incisum* (Corallinaceae,
- 10 Rhodophyta) in Southern Australia: Implications for generic and specific delimitation in
- 11 the Melobesioideae. *Br. Phycol. J.* 27(4):381-99.
- 12
- 13 Woelkerling W.J. and Harvey A. S. 1993. An account of southern Australian species of
- 14 *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Aust. Syst. Bot.* 6(6):571-637.
- 15
- 16 Woelkerling, W. J. & Irvine, L. M. 1986. The neotypification and status of *Mesophyllum*
- 17 (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 25(3):379-96.
- 18
- 19 Woelkerling, W. J. & Irvine, L. M. 2007. The genus *Mesophyllum* (Hapalidiaceae,
- 20 Corallinales, Rhodophyta): typification update. *Phycologia* 46(2):230-1.
- 21
- 22 Woelkerling, W. J., Irvine, L. M. & Harvey, A. S. 1993. Growth-forms in non-
- 23 geniculate Coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *Aust. Syst. Bot.* 6:277-93.



1 **Tables legends.**

2
3 TABLE 1. Sample information for species included in the molecular analyses.

4 TABLE 2. Comparative table between *Mesophyllum sphaericum* and the *Mesophyllum*
5 species reported for the NE Atlantic and Mediterranean regions. Data from: 1: Foslie
6 (1929), 2: Lemoine (1929), 3: Masaki (1968), 4: Woelkerling (1983), 5: Woelkerling
7 and Irvine (1986), 6: Reyes and Afonso-Carrillo (1993), 7: Woelkerling and Harvey
8 (1993), 8: Basso (1994), 9: Irvine and Chamberlain (1994), 10: Cabioch and Mendoza
9 (1998), 11: Athanasiadis (1999), 12: Bressan and Babbini (2003), 13: Cabioch and
10 Mendoza (2003), 14: Harvey et al. (2003), 15: Harvey et al. (2005), and 16: Present
11 study. ND: no data available.

12 TABLE 3. Comparative table between *Mesophyllum sphaericum* and other *Mesophyllum*
13 species reported in the literature as unattached specimens (maërl/rhodolith).

14 *Mesophyllum alternans* and *M. lichenoides* are included in Table 2. Data from: 1: Foslie
15 (1929), 2: Masaki (1968), 3: Adey et al. 1982, 4: Woelkerling and Harvey (1992), 5:
16 Verheij (1993), 6: Woelkerling and Harvey (1993), 7: Keats and Chamberlain (1994), 8:
17 Chamberlain and Keats (1995), 9: Keats and Maneveldt (1997), 10: Ringeltaube and
18 Harvey (2000), 11: Harvey et al (2003), 12: Athanasiadis et al. (2004), 13: Harvey et al
19 2005, 14: Oliveira et al. (2005), 15: Harvey and Woelkerling (2007), 16: De Castro et
20 al. (2008), 17: Guiry and Guiry (2009) and 18: present study. ND: no data available.



1 **Figure legends.**

2 FIG. 1. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (a) Unattached specimens in the maërl bed off
3 Benencia Island at 3 m depth. (b) Range of size of the specimens. (c) Specimen (9 cm in
4 diameter) densely branched and showing radial organization. (d) Branch radially
5 organized (VS, SEM). (e, f) Branch showing the medulla disposed in arching tiers (LS).
6 (g, h) Arrangement of the medullary filaments in the central portion of the branch (VS,
7 SEM). (i) Cortex disposed in the peripheral region of the branch (VS, SEM). (j) Branch
8 showing a single layer of flattened epithallial cells derived from long subepithallial
9 initials -arrow- (VS, SEM). (k) Surface view of polygonal epithallial cells (SEM). (l)
10 Branch showing cell fusions among cortical cells -arrows- (VS, SEM). VS: vertical
11 section.

12 FIG. 2. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (a) Surface view of uniporate (sexual) and
13 multiporate (asexual) conceptacles on the same specimen (SEM). (b) Carpogonial
14 conceptacle showing carpogonium composed of an elongate trichogyne (Tr) and basal
15 cells (Ba) (LS). (c) Carposporangial conceptacle uniporate protruding with cells
16 projected into the canal pore (LS). (d) Surface view of multiporate asexual conceptacles
17 protruding without differentiation into a peripheral raised rim and a central pore plate
18 (SEM). (e) Surface view showing multiporate asexual conceptacles fused (SEM). (f, g)
19 Multiporate asexual conceptacles protruding with flattened pore plate (VS, SEM). (h)
20 Multiporate asexual conceptacle containing tetrasporangia (VS). (i) Surface view of the
21 pore plate of a multiporate asexual conceptacle showing pores surrounded by rosette-
22 cells sunken (SEM). (j, k) Roof of multiporate asexual conceptacles showing pore canal
23 filaments 5-6 celled with elongate and straight basal cells -arrows- (VS, j: SEM). (l)
24 Surface view a multiporate asexual conceptacle showing pores surrounded by 7 rosette
25 cells wider than the rest of roof cells -arrows-. (m, n) Branch empty uniporate



1 conceptacles buried within the thallus (VS, SEM). LS: longitudinal section; VS: vertical
2 section.

3 FIG. 3. Distance tree derived with neighbour-joining algorithm. Values at branches
4 represent percentage of 2000 and 1000 bootstrap replicates for distance and parsimony
5 analyses (left and middle values, respectively) and bayesian posterior probabilities
6 (right values). Branches lacking values received less than 50% support. Scale bar =
7 0.005 substitutions per site.

8 FIG. 4. Tree constructed with bayesian inference for the SSU alignment. Values at
9 branches represent bayesian posterior probabilities (left value) and 100 bootstrap
10 replicates for maximum likelihood analysis (right values). Branches lacking values
11 received less than 50% support. Scale bar = 0.005 substitutions per site.

12 FIG. 5. *Mesophyllum canariense* (a - l) and *M. erubescens* (m). (a, b) Herbarium
13 specimens (TFC Phyc 13118 and 13206) without basal crust region showing abundant
14 protuberances, in some parts anastomosed. (c, d) Holotype of *M. canariense* (TRH C15-
15 3210 and permanent slides 1012, 1056, 1057). (e) Holotype of *M. canariense* (TRH,
16 permanent slide 1012) showing the coaxial arrangement of the medulla and infilled
17 multiporate conceptacles -arrows- (LS). (f, g) Branches showing multiporate asexual
18 conceptacles mound-like, containing tetrasporangia (VS, f: SEM). (h, i) Multiporate
19 asexual conceptacle showing pore canal filaments 4 celled with basal cell elongate,
20 banana-shaped - arrows- (VS, h: SEM). (j) Surface view of the pore plate of multiporate
21 asexual conceptacles showing a pore surrounded by 8 rosette cells sunken and smaller
22 than the rest of roof cells. (k) Holotype of *M. canariense* (JAC slide 59-523) showing
23 outermost walls of epithallial cells flared (LS). (l) Isotype of *M. canariense* (FT-139)
24 showing a thick walled cortex (LS, SEM). (m) Isotype of *M. erubescens* (FT-148)
25 showing a thin walled cortex (LS, SEM).LS: longitudinal section; VS: vertical section.

TABLE 1. Sample information for species included in the molecular analyses.

Species collected	Collection Details	Voucher	GenBank
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	Subtidal (-12 m), Ensenada de San Francisco, Muros, Spain (30 Jul. 2007) collected by H.-G. Choi, V. Peña and I. Bárbara	CHI1392	XXXXXXX
<i>M. sphaericum</i> sp. nov.	Subtidal (-3 m), Benencia Island, Ría de Arousa, Galicia, Spain (14 Oct. 2008) collected by V. Peña and I. Bárbara (SANT-Algae 21811, 21808, 21819, 21816, 21807, 21806, and 2105, respectively)	CHI1814 CHI1816 CHI1818 CHI1825 CHI1884 CHI1888 CHI1891	XXXXXXX - - - - - XXXXXXX
Source of additional nuclear SSU rDNA sequence data included in the multiple alignment			
<i>Clathromorphum compactum</i> (Kjellman) Foslie	Newfoundland, Canada; Bailey & Chapman (1998)		U60742
<i>C. parvum</i> (Setchell et Foslie) Adey	Horseshoe Cove, Sonoma Co., CA, USA; Bailey & Chapman (1998)		U61252
<i>Heydrichia woelkerlingii</i> Townsend, Chamberlain et Keats	Betty's Bay, South Africa; Bailey & Chapman (1998)		U61253
<i>Leptophyllum acervatum</i> (Foslie) Chamberlain et Keats	South Africa; Bailey & Chapman (1998)		U62119
<i>L. ferrox</i> (Foslie) Chamberlain et Keats	South Africa; Bailey & Chapman (1998)		U62120
<i>Mastophoropsis canaliculata</i> (Harvey) Woelkerling	Beachport, South Australia; Bailey & Chapman (1998)		U62118
<i>Mesophyllum engelhartii</i> (Foslie) Adey	South Africa; Bailey & Chapman (1998)		U61256
<i>M. erubescens</i> (Foslie) Lemoine	Brazil; Bailey & Chapman (1998)		U61257
<i>M. erubescens</i> ?	Kaaawa, Oahu, Hawaii, USA; James (Unpublished)		DQ629012

<i>M. erubescens</i> ?	Shipwreck Beach, Hawaii, USA; James (Unpublished)	DQ629011
<i>M. erubescens</i> ?	Wharariki Beach, Golden Bay, South I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628219
<i>M. erubescens</i> ?	Paton's Rock, Golden Bay, South I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628220
<i>M. erubescens</i> ?	Taupo Point, Golden Bay, South I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628221
<i>M. erubescens</i> ?	Point Durham, Chatham Island, New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628222
<i>M. erubescens</i> ?	Island Bay, Wellington, North I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628223
<i>M. printzianum</i> W.J. Woelkerling et A.S. Harvey	Whangate Inlet, Chatham I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628224
<i>Mesophyllum</i> sp.	Okawa Point, Hansen Bay, Chatham I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628218
<i>Phymatolithon laevigatum</i> (Foslie) Foslie	Kimmeridge, Dorset, UK; Bailey & Chapman (1998)	U60740
<i>Ph. lenormandii</i> (J.E. Areschoug) Adey	Kimmeridge, Dorset, UK; Bailey & Chapman (1998)	U60741
<i>Sporolithon durum</i> (Foslie) Townsend et Woelkerling	The Docks, Jervis Bay, New South Wales, Australia; Harvey et al. (2002)	AF411626
<i>Synarthrophyton patena</i> (Hooker et Harvey) Townsend	South Australia; Bailey & Chapman (1998)	U61255
<i>S. schietanum</i> Woelkerling et Foster	Port William, Stewart I., New Zealand; Broom et al. (2008)	EF628217

TABLE 2. Comparative table between *Mesophyllum sphaericum* and the *Mesophyllum* species reported for the NE Atlantic and Mediterranean regions. Data from: 1: Foslie (1929), 2: Lemoine (1929), 3: Masaki (1968), 4: Woelkerling (1983), 5: Woelkerling and Irvine (1986), 6: Reyes and Afonso-Carrillo (1993), 7: Woelkerling and Harvey (1993), 8: Basso (1994), 9: Irvine and Chamberlain (1994), 10: Cabioch and Mendoza (1998), 11: Athanasiadis (1999), 12: Bressan and Babbini (2003), 13: Cabioch and Mendoza (2003), 14: Harvey et al. (2003), 15: Harvey et al. (2005), and 16: Present study. ND: no data available.

	<i>M. sphaericum</i> ¹⁵	<i>M. alternans</i> ^{15,16}	<i>M. canariense</i> ^{1,3,5,6,16}	<i>M. expansum</i> ^{1,2,3,16}	<i>M. ichtenoides</i> ^{1,5,7,8,12,15,16}	<i>M. macedonis</i> ^{10,11,13}	<i>M. macroblastum</i> ^{1,7,13,14,15}
Thallus form and anatomical organization	Unattached, fruticose, densely branched. Radial.	Encrusting or non-adherent lamellae. Surface smooth or with short protuberances.	Encrusting base adherent to substratum, with numerous erect protuberances. Dorsiventral (base) to radial (protuberances).	Encrusting thallus non-adherent to substratum, irregularly lobate lamellae. Surface with concentric undulations. Dorsiventral. Rounded, thick walled.	Encrusting non-adherent, foliose lamellae. Surface smooth or warty, with concentric markings. Dorsiventral.	Encrusting lamellae, partly growing free with superimposed lamellae. Dorsiventral.	Encrusting or non-adherent lamellae, surface smooth or warty with protuberances. Dorsiventral (base) to radial (protuberances).
Epithallial cells (surface view)	Polygonal, thick walled.	Polygonal, walls weakly mineralized.	Polygonal, thick walled.	Rounded, thick walled.	Rounded.	Rounded.	Rounded.
Outermost walls of epithallial cells (in section, µm)	Single layer, rounded to flattened, 1-2 x 3-10.	Single layer, rounded to flattened, 3-4 x 10-13.	Single layer, flared, 3-4 x 5-7.	Single layer, rounded to flattened, 4-8 x 8-11.	Single layer, rectangular rounded to flattened, 2-10 x 10-15.	Single layer, rectangular, 3-4 x 7-8.	Single layer, rounded to flattened, 2-6 x 3-7.
Subepithallial initials (µm)	As long or longer than cells subtending them, 6-10 x 2-7.	As long as cells subtending them.	As long or longer than subtending them, 7-25 (30) x 3-7 (11).	As long as cells subtending them.	Longer than cells subtending them, 10-15 x 5-10.	Longer than cells subtending them.	As long or longer than cells subtending them.
Medulla (radial longitudinal section, µm)	Archiving tiers (coaxial), up to 1300 µm thick, cells cylindrical, 10-15 x 5-7.	Coaxial, up to non-coaxial, 150 µm thick, cells 8-30 x 5-15.	Coaxial, up to 150 µm thick, cells 6-30 x 5-25.	Coaxial, up to 400 µm thick, cells 30-60 x 8-20.	Coaxial, rarely non-coaxial, cells 20-50 x 10-18.	Non-coaxial, cells 16-40 x 3-10.	Coaxial to non-coaxial, up to 150 µm thick, cells 3-42 x 3-16.
Cortex (radial longitudinal section, µm)	Up to 700 µm thick, cells 5-18 x 3-10.	Up to 700 µm thick, stratification of small ovoid cells (8-15 x 3-7) and large rectangular cells (15-20 x 6-10).	Up to 150 µm thick, cells 4-15 x 3-10.	Up to 150 µm thick, cells 10-30 x 4-10.	Up to 5 cell layers, cells 6-14 x 4-14.	3-4 layers, cells 5-10 x 4-12.	Up to 500 µm thick, cells 9-18 x 3-9.
Trichocytes	-	-	Very few.	-	-	+	-
Spermatangial uniporate conceptacles (chamber)	ND	Conical, slightly protruding, 150 x 500.	ND	Conical, protruding up to 300 µm in height.	Conical, 105 x 400-470.	ND	Protruding, 67-81 x 243-310.

measures, height x diameter, µm)		600.					
Carpogonial uniporate conceptacles (chamber measures, height x diameter, µm)	Protruding, conical, 121-300 x 395-516.	Protruding, conical, 350-400 x 600-700.	Conical, 160-200 x 240-500.	ND	Protruding, 220x430-1000.	ND	Conical, 54-270 x 175-540.
Multiporate asexual conceptacles (chamber measures, height x diameter, µm)	Protruding, mound-like, flat topped without peripheral raised rim, 143-300 x 225-540.	Protruding, hemispherical, flattened to slightly concave, with peripheral raised rim, 150-300 x 350-600.	Protruding, hemispherical, mound-like, flat topped without peripheral raised rim, 90-150x175-455.	Slightly protruding, mound-like, without peripheral raised rim, 350 x 650-700.	Protruding, hemispherical, mound-like, somewhat flat topped, without peripheral raised rim, 150-370 x 323-670.	Protruding, convex roof, without peripheral raised rim, 110-125x 320-500.	Protruding, sunk in pore plate with peripheral raised rim, 90-155 x 145-355.
Roof thickness of multiporate conceptacles (µm)	40-80.	ND	20-30.	(60-) 100-115.	60-130.	30-55.	27-35.
Number of pores of multiporate conceptacles	30-50.	12-24.	30-50.	30-50.	30-40 (-100).	63-108.	35.
Pore canal filament (in section, µm)	5-6 celled, basal cell elongate 5-10 x 2-4, upper cells 2-6 x 4-6.	6-8 celled, smaller, rounded, each 3-4 x 4-5.	4 celled, basal cell elongate, banana-shaped, 11-15 x 3-4, upper cells 4-6 x 3-4.	6-7 celled, wider than rest of roof cells, 5-10 x 5-6. Basal cell elongate, similar to the remainder of the roof filaments.	7-9 celled, short and compact cells, basal cells 7-9 x 5-7, upper cells 5 x 5.	4-6 celled, slender with elongate basal cells, narrower than the remainder of the roof filaments.	6-7 celled, similar in shape and size than the remainder of the roof filaments, 3-10 x 3-6.
Rest of the roof filaments (in section, µm)	5-6 celled, each 3-5 x 4-6.	4-5 celled, each 5-10 x 4-5.	6 celled, each 2-6x4.	8-9 rosette cells sunken, smaller than the surrounding roof cells.	5 celled, 9-10x5.	4-7 celled.	4-7 celled.
Pore (in surface view)	7-8 rosette cells sunken, wider than the surrounding roof cells.	11-12 rosette cells sunken, similar to the surrounding roof cells.	8 rosette cells sunken, smaller than the surrounding roof cells.	8-9 rosette cells sunken, smaller than the surrounding roof cells.	7-12 rosette cells somewhat raised, similar to the surrounding roof cells.	4-6 rosette cells wider than the surrounding roof cells.	8-9 rosette cells not sunken, similar to the surrounding roof cells.
Tetrasporangia/bisporangia (length x diameter, µm)	130-190 x 50-95.	75-130 x 200-240.	60-140x25-100.	ND	220-500 x 90-250.	60-100x 20-40.	70-145 x 29-70.
Buried conceptacles	+	+	+	-	-	+	+
Habitat	Unattached as maërl (rhodolith). Subtidal.	Epilithic, epiphytic, unattached as maërl (rhodolith). Subtidal.	Epilithic. Subtidal.	Epilithic. Subtidal.	Epiphytic, epilithic, epizoid, unattached as maërl (rhodolith). Lower intertidal to subtidal.	Epilithic. Upper subtidal.	Epiphytic, epilithic, epizoid. Intertidal to subtidal.
Distribution in Europe	Galicia, NW Spain.	Atlantic and Mediterranean.	Atlantic (Macaronesian region).	Atlantic and Mediterranean.	Atlantic and Mediterranean.	Mediterranean (Aegean Sea).	Mediterranean.

TABLE 3. Comparative table between *Mesophyllum sphaericum* and other *Mesophyllum* species reported in the literature as unattached specimens (maërl/rhodolith). *Mesophyllum alternans* and *M. lichenoides* are included in Table 2. Data from: 1: Foslie (1929), 2: Masaki (1968), 3: Adey et al. 1982, 4: Woelkerling and Harvey (1992), 5: Verheij (1993), 6: Woelkerling and Harvey (1993), 7: Keats and Chamberlain (1994), 8: Chamberlain and Keats (1995), 9: Keats and Maneveldt (1997), 10: Ringeltaube and Harvey (2000), 11: Harvey et al (2003), 12: Athanasiadis et al. (2004), 13: Harvey et al 2005, 14: Oliveira et al. (2005), 15: Harvey and Woelkerling (2007), 16: De Castro et al. (2008), 17: Guiry and Guiry (2009) and 18: present study. ND: no data available.

	<i>M. sphaericum</i> ¹⁸	<i>M. aleuticum</i> ¹²	<i>M. crassiusculum</i> ^{12,17}	<i>M. engelhartii</i> ^{6,13,15,17}	<i>M. erubescens</i> ^{12,13,15,16,17,18}	<i>M. syrrhetodes</i> ^{15,16,18}
Thallus form and anatomical organization	Fruticose, densely branched. Radial.	Foliose, surface smooth, without protuberances.	Lumpy with irregular torose, unbranched protuberances.	Encrusting, warty with short unbranched protuberances, lumpy, to layered or foliose, partly or entirely attached.	Fruticose, warty, lumpy, discoid, layered to foliose.	Encrusting, sometimes with overgrowing margins.
Epithelial cells (surface view)	Polygonal, thick walled.	ND	ND	Single layer, flattened to domed, 5-9 x 3-5.	Thin walled.	Single layer, flattened, rounded, domed, 2-10 x 4-12.
Outermost walls of epithelial cells (in section, µm)	Single layer. Rounded to flattened, 1-2 x 3-10.	Up to 2 layers, flattened, 2-5 x 5-9.	Up to 3 layers, flattened to flared-like, 2-5 x 3-9.	As long or longer than cells subtending them.	Single layer, flattened, rounded, domed, 2-10 x 4-12.	1-2 layers, rounded, 2-4 x 4-8.
Subepithelial initials (µm)	As long or longer than cells subtending them, 6-10 x 2-7.	As long as cells subtending them, 4-8 x 4-7.	As long or longer than cells subtending them.	As long or longer than cells subtending them.	As long or longer than cells subtending them, 6-21 x 4-10.	Not markedly elongate, 3-7 x 3-5.
Medulla (radial longitudinal section, µm)	Arching tiers (coaxial), up to 1300 µm thick, cells cylindrical 10-15 x 5-7.	Coaxial, up to 155 µm thick, cells 9-42 x 4-11.	Coaxial, up to 300 µm thick, cells 10-31 x 5-13.	Coaxial to non-coaxial, cells 11-50 x 4-19.	Coaxial to non-coaxial, up to 170 µm thick, cells 5-49 x 3-15.	Parallel to coaxial, 20-75 µm thick, cells 10-20 x 5-9.
Cortex (radial longitudinal section, µm)	Up to 700 µm thick, cells 5-18 x 3-10.	Up to 1200 µm thick, cells 5-14 x 4-8.	Up to 800 µm thick, cells 4-23 x 4-9.	Cells 5-20 x 2-11.	Up to 500 µm thick, cells 6-35 x 4-15.	Multilayered, cells rounded 5-15 x 3-9.
Trichocytes	-	+	-	Sometimes present, isolated or in small fields. Protruding, 21-108 x 54-442.	Rare to abundant, isolated or in groups, 7-19 x 7-18. Slightly raised, 31-120 x 80-420.	Occasional.
Spermatangial uniporate conceptacles (chamber measures, µm)	ND	40-175 x 235-785.	ND	-	-	ND

height x diameter, µm)						
Carposporangial uniporate conceptacles (chamber measures, height x diameter, µm)	Protruding, conical, 121-300 x 395-516.	Protruding, conical, 205-290 x 435-720.	ND	Slightly to markedly prominent, 48-230 x 189-520.	Protruding, conical, 75-350 x 213-550.	ND
Multiporate asexual conceptacles (chamber measures, height x diameter, µm)	Protruding, mound-like, flat topped without peripheral raised rim 143-300 x 225-540.	Protruding, mound-like to flattened roof, without peripheral raised rim, 165-320 x 420-720.	Protruding, mound-like to flattened roof, without peripheral raised rim, 130-190 x 250-410.	Protruding, mound-like to flattened roof without peripheral raised rim, 65-260 x 160-500.	Protruding, mound-like to flattened roof, without peripheral raised rim, 60-300 x 140-655.	Protruding, raised, domed without peripheral raised rim, 70-120 x 150-350.
Roof thickness of multiporate conceptacles (µm)	40-80.	50-95.	40-70.	24-104.	25-38.	ND
Number of pores of multiporate conceptacles	30-50.	Up to 130.	36-50.	60-70.	14-75.	20-40.
Pore canal filament (in section, µm)	5-6 celled, basal cell elongate 5-10 x 2-4, upper cells 2-6 x 4-6.	6-9 celled, basal cells elongate and thinner.	6-8 celled, similar to the remainder of the roof filaments.	4-6 celled, similar to the remainder of the roof filaments, each 3-10 x 3-6.	3-5 celled, basal cells elongate, banana-shaped 5-25 x 2-6.	4-6 celled, similar to the remainder of the roof filaments
Rest of the roof filaments, (in section, µm)	5-6 celled, each 3-5 x 4-6.	5-9 celled.	7-8 celled.	4-6 celled squarish to elongate	4-7 celled.	ND
Pore (in surface view)	7-8 rosette cells sunken, wider than surrounding roof cells.	6-9 rosette cells not sunken, similar to surrounding roof cells.	6-10 rosette cells not sunken, similar to surrounding roof cells.	5-9 rosette cells not sunken, similar to surrounding roof cells.	7-13 rosette cells sunken, smaller than surrounding roof cells.	ND
Tetrasporangia/bisp/orangia (length x diameter, µm)	130-190 x 50-95.	90-290 x 20-125.	110-200 x 25-70.	65-120 x 22-104.	55-230 x 30-140.	80-90 x 25-45.
Buried conceptacles	+	-	+	+	+	+
Habitat	Unattached as maërl (rhodolith). Subtidal.	Epilithic, rarely unattached fragments. Intertidal to subtidal.	Epilithic, occasionally unattached. Intertidal.	Epilithic, epizoid and epiphytic, unattached as maërl (rhodolith). Intertidal to subtidal.	Epilithic, epizoid and epiphytic, unattached as maërl (rhodolith). Intertidal to subtidal.	Epilithic, unattached as maërl (rhodolith). Subtidal
Distribution	Galicja, NW Spain.	NE Pacific (Alaska).	Pacific (California, Japan).	Atlantic (Namibia, South Africa), Pacific (Australia, New Zealand).	Atlantic (Brazil, South Africa), Indian Ocean (Tanzania, Indonesia) and Pacific (Australia, New Zealand, Japan).	Pacific (Hawaii) and Indian Ocean (Indonesia).

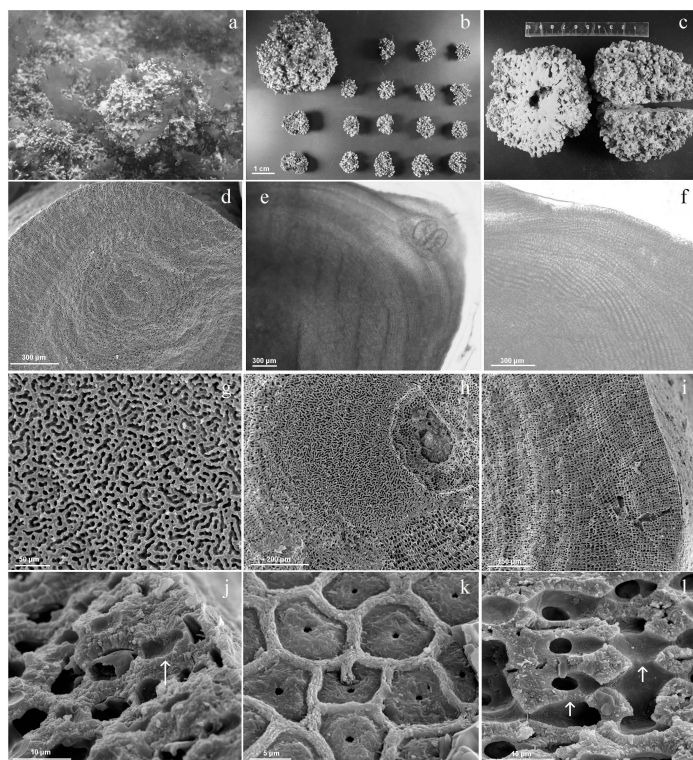


FIG. 1. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (a) Unattached specimens in the maërl bed off Benencia Island at 3 m depth. (b) Range of size of the specimens. (c) Specimen (9 cm in diameter) densely branched and showing radial organization. (d) Branch radially organized (VS, SEM). (e, f) Branch showing the medulla disposed in arching tiers (LS). (g, h) Arrangement of the medullary filaments in the central portion of the branch (VS, SEM). (i) Cortex disposed in the peripheral region of the branch (VS, SEM). (j) Branch showing a single layer of flattened epithallial cells derived from long subepithallial initials -arrow- (VS, SEM). (k) Surface view of polygonal epithallial cells (SEM). (l) Branch showing cell fusions among cortical cells -arrows- (VS, SEM). VS: vertical section. 106x116mm (600 x 600 DPI)

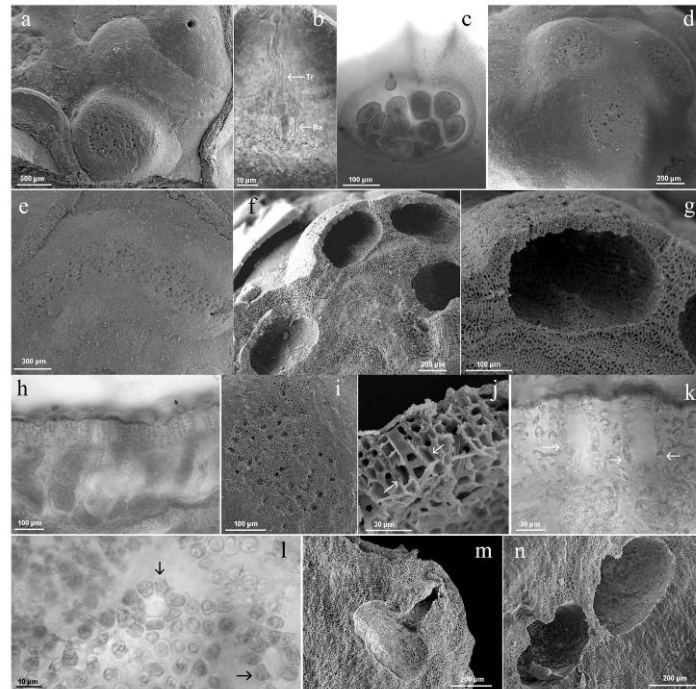


FIG. 2. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (a) Surface view of uniporate (sexual) and multiporate (asexual) conceptacles on the same specimen (SEM). (b) Carpogonial conceptacle showing carpogonium composed of an elongate trichogyne (Tr) and basal cells (Ba) (LS). (c) Carposporangial conceptacle uniporate protruding with cells projected into the canal pore (LS). (d) Surface view of multiporate asexual conceptacles protruding without differentiation into a peripheral raised rim and a central pore plate (SEM). (e) Surface view showing multiporate asexual conceptacles fused (SEM). (f, g) Multiporate asexual conceptacles protruding with flattened pore plate (VS, SEM). (h) Multiporate asexual conceptacle containing tetrasporangia (VS). (i) Surface view of the pore plate of a multiporate asexual conceptacle showing pores surrounded by rosette-cells sunken (SEM). (j, k) Roof of multiporate asexual conceptacles showing pore canal filaments 5-6 celled with elongate and straight basal cells -arrows- (VS, j: SEM). (l) Surface view a multiporate asexual conceptacle showing pores surrounded by 7 rosette cells wider than the rest of roof cells -arrows-. (m, n) Branch empty uniporate conceptacles buried within the thallus (VS, SEM). LS: longitudinal section; VS: vertical section. 107x105mm (600 x 600 DPI)

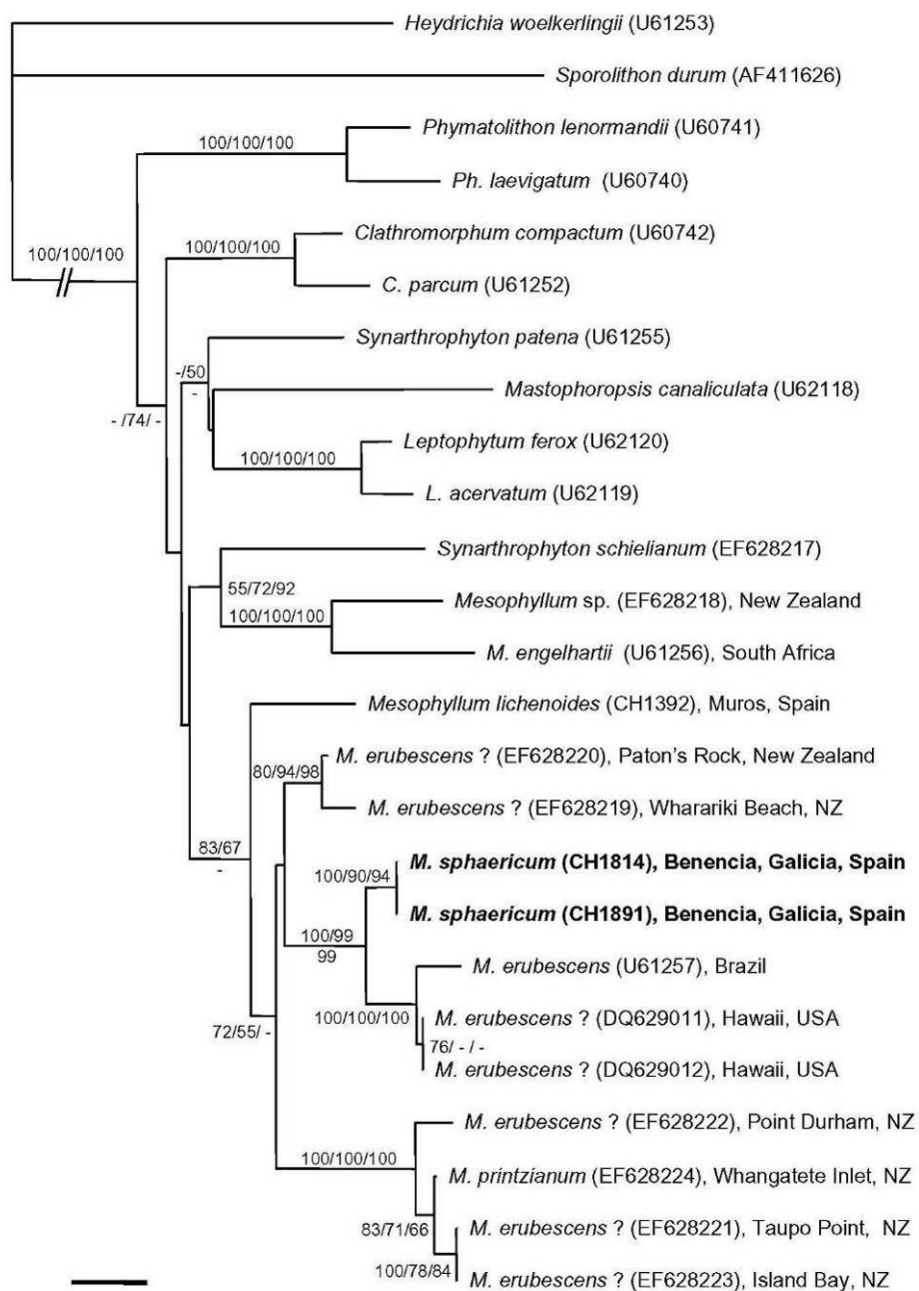


Fig. 3. Distance tree (NJ/MP/PP)

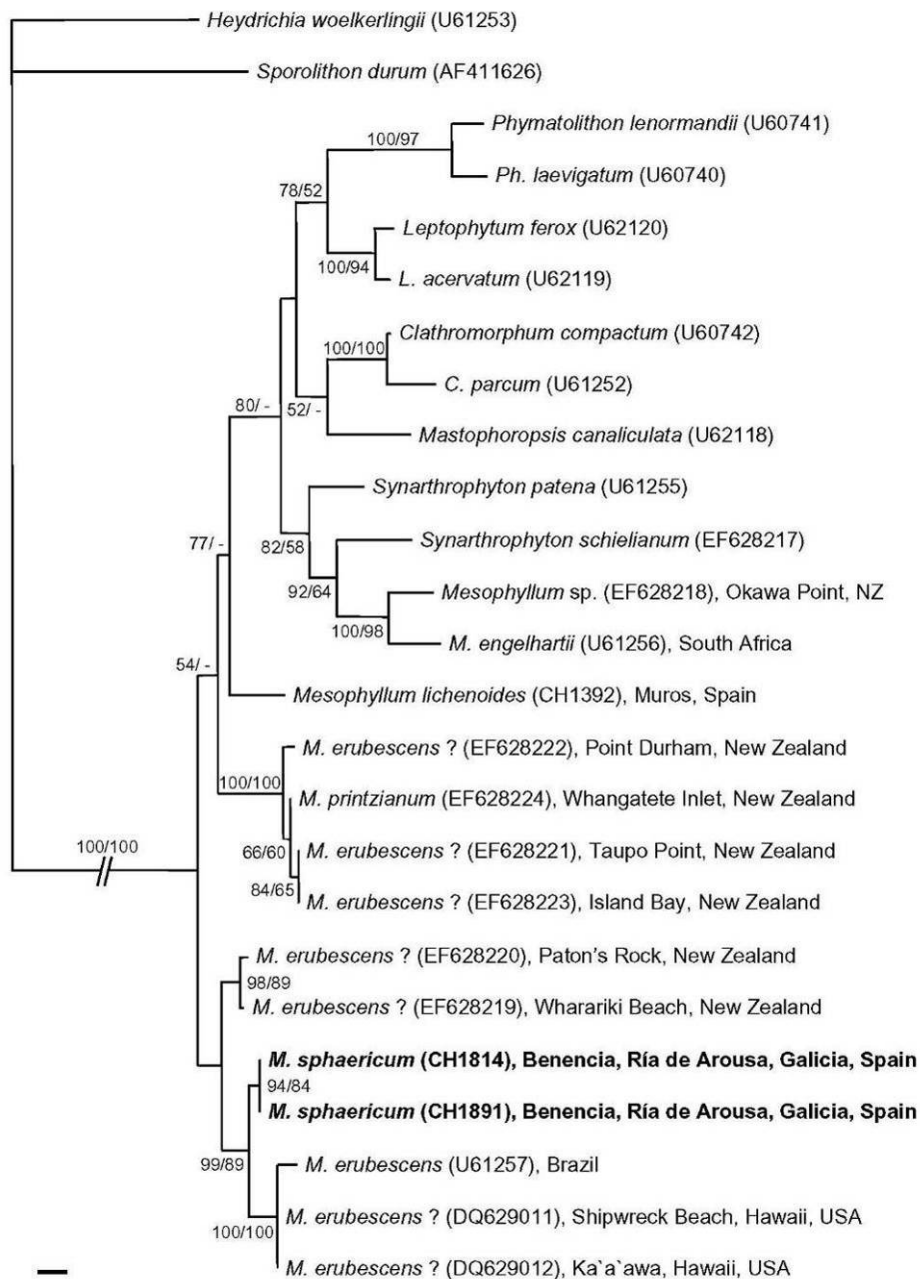


Fig. 4. Bayesian inference (PP/ML)

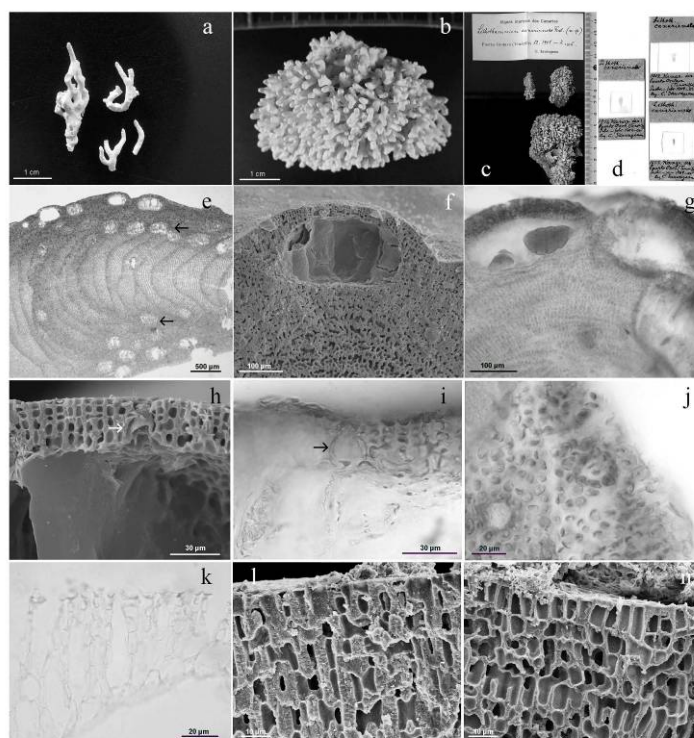


FIG. 5. *Mesophyllum canariense* (a - l) and *M. erubescens* (m). (a, b) Herbarium specimens (TFC Phyc 13118 and 13206) without basal crust region showing abundant protuberances, in some parts anastomosed. (c, d) Holotype of *M. canariense* (TRH C15-3210 and permanent slides 1012, 1056, 1057). (e) Holotype of *M. canariense* (TRH, permanent slide 1012) showing the coaxial arrangement of the medulla and infilled multiporate conceptacles -arrows- (LS). (f, g) Branches showing multiporate asexual conceptacles mound-like, containing tetrasporangia (VS, f: SEM). (h, i) Multiporate asexual conceptacle showing pore canal filaments 4 celled with basal cell elongate, banana-shaped - arrows- (VS, h: SEM). (j) Surface view of the pore plate of multiporate asexual conceptacles showing a pore surrounded by 8 rosette cells sunken and smaller than the rest of roof cells. (k) Holotype of *M. canariense* (JAC slide 59-523) showing outermost walls of epithallial cells flared (LS). (l) Isotype of *M. canariense* (FT-139) showing a thick walled cortex (LS, SEM). (m) Isotype of *M. erubescens* (FT-148) showing a thin walled cortex (LS, SEM).LS: longitudinal section; VS: vertical section.
106x112mm (600 x 600 DPI)

Resultados y discusión. Flora asociada.

A.-Catálogo de la flora epibionte del maërl y cascajo.

El presente catálogo florístico comprende únicamente las especies recolectadas en la presente tesis doctoral. El catálogo florístico de la presente tesis doctoral incluye 227 especies (o 233 táxones infraespecíficos si se tiene en cuenta variedades y estadios de ciclos de heteromórficos): 10 Cyanophyta, 158 Rhodophyta, 34 Ochrophyta y 25 Chlorophyta. También se ha recolectado la fanerógama *Zostera marina*, pero no se incluye como flora asociada ya que se encontró en zonas de transición a fondos de maërl. Para Cyanophyta se ha seguido la clasificación de Komárek & Anagnostidis (Komárek 1986, Komárek & Anagnostidis 1989, 1999), teniendo en cuenta las consideraciones de Silva *et al.* (1996). La ordenación sistemática de Rhodophyta, Ochrophyta y Chlorophyta se basa en estudios taxonómicos generales y otros específicos, como los de Silva *et al.* (1987, 1996), Cavalier-Smith & Chao (1996), Reviers & Rousseau (1999), Rousseau & Reviers (1999), Rousseau *et al.* (2001), Choi *et al.* (2001, 2008), Hayden *et al.* (2003), Lane *et al.* (2006) y Cho *et al.* (2008), así como en la plataforma de consulta Algaebase (Guiry & Guiry 2009). Para cada especie se facilitan los sinónimos más extendidos, datos sobre el hábitat, estado reproductor y caracteres morfológicos que permiten la separación entre aquellas especies que presentan confusión. Igualmente, se aporta información corológica, citas previas en fondos de maërl en Galicia, así como en el resto de costas europeas atlántica y mediterránea. Algunas especies se ilustran con fotografías de campo o microscopio, estas últimas sin indicar la escala ya que el objeto de las mismas es mostrar el aspecto de la especie, sin realizar una descriptiva detallada de la misma. Como complemento, a modo de resumen y para facilitar la búsqueda de información, se aporta un listado alfabético de las especies registradas en la presente tesis doctoral en el cual se indican datos sobre el hábitat (profundidad, tipo de fondo, sustrato) época de recolección y abundancia relativa (Tab. 10). Una lista más completa de los fondos de maërl y cascajo de Galicia se ha adjuntado al final del capítulo (Tab. 11), en la cual se han incorporado especies citadas en fondos de maërl y cascajo de Galicia por la bibliografía -básicamente Miranda (1934), Donze (1968) y Bárbara *et al.* (2004)- y la flora asociada y especies formadoras de maërl citadas para el resto de regiones europeas (atlántico y mediterráneo).

CYANOPHYTA

Chroococcales

Dermocarpellaceae

Dermocarpella prasina

Hyellaceae

Hyella caespitosa

Xenococcaceae

Xenococcus pyriformis

Xenococcus schousboei

Oscillatoriales

Oscillatoriaceae

Lyngbya confervoides

Lyngbya majuscula

Pseudoanabaenaceae

Leptolyngbya battersii

Spirocoleus fragilis

Nostocales

Rivulariaceae

Calothrix scopulorum

Stigonematales

Mastigocladaceae

Brachytrichia lloydii

RHODOPHYTA

Bangiophycidae

Porphyridiales

Goniotrichaceae

Stylonema alsidii

Erythropeltidales

Erythropeltidaceae

Erythrotrichia carnea

Porphyrostromium boryanum

Porphyrostromium ciliare

Sahlingia subintegra

Florideophycidae

Colaenematales

Colaenemataceae

Colaenema caespitosum

Colaenema daviesii

Colaenema naumannii

Palmariales

Rhodothamniellaceae

Rhodothamniella floridula

Ahnfeltiales

Ahnfeltiaceae

Ahnfeltia plicata

Nemaliales

Galaxauraceae

Scinaia furcellata

Scinaia interrupta

Gelidiales

Gelidiaceae

- Gelidiella calcicola*
- Gelidium crinale*
- Gelidium maggsiae*
- Gelidium pulchellum*
- Gelidium pusillum*
- Gelidium spinosum*
- Pterocladella capillacea*

Gracilariales

Gracilariaceae

- Gracilaria gracilis*
- Gracilaria multipartita*

Pterocladophilaceae

- Gelidiocolax margaritoides*

Bonnemaisoniales

Bonnemaisoniaceae

- Asparagopsis armata* (*Falkenbergia rufolanosa* stadium)
- Bonnemaisonia asparagoides*
- Bonnemaisonia clavata*
- Bonnemaisonia hamifera* (*Trailliella intricata* stadium)

Naccariaceae

- Atractophora hypnoides* (*Rhododiscus pulcherrimus* stadium)

Cryptonemiales

Dumontiaceae

- Dilsea carnosa*
- Dudresnaya verticillata*

Halymeniaceae

- Cryptonemia lomation*
- Halymenia latifolia*

Kallymeniaceae

- Callophyllis laciniata*
- Kallymenia reniformis*

Peyssonneliaceae

- Peyssonnelia armorica*
- Peyssonnelia atropurpurea*
- Peyssonnelia dubyi*
- Peyssonnelia harveyana*
- Peyssonnelia immersa*

Hildenbrandiales

Hildenbrandiaceae

- Hildenbrandia crouaniorum*
- Hildenbrandia rubra*

Corallinales

Corallinaceae

- Corallina elongata*
- Corallina officinalis*
- Jania longifurca*
- Jania rubens*
- Lithophyllum incrustans*

- Titanoderma pustulatum*
- Hapalidiaceae
 - Melobesia membranacea*
 - Mesophyllum lichenoides*
- Gigartinales
 - Calosiphonaceae
 - Calosiphonia vermicularis*
 - Cruoriaceae
 - Cruoria cruoriaeformis*
 - Cystocloniaceae
 - Calliblepharis ciliata*
 - Calliblepharis jubata*
 - Rhodophyllis divaricata*
 - Furcellariaceae
 - Halarachnion ligulatum* (*Cruoria rosea stadium*)
 - Gigartinaceae
 - Chondracanthus acicularis*
 - Chondracanthus teedei*
 - Gigartina pistillata*
 - Hypneaceae
 - Hypnea musciformis*
 - Phyllophoraceae
 - Ahnfeltiopsis devoniensis*
 - Gymnogongrus crenulatus*
 - Gymnogongrus griffithsia*
 - Phyllophora crispa*
 - Stenogramme interrupta*
 - Rhizohyllidaceae
 - Contarinia peyssonneliaeformis*
- Plocamiales
 - Plocamiaceae
 - Plocamium cartilagineum*
 - Plocamium raphelisianum*
- Rhodymeniales
 - Champiaceae
 - Champia parvula*
 - Chylocladia verticillata*
 - Gastroclonium ovatum*
 - Gastroclonium reflexum*
 - Fauceaceae
 - Gloiocladia repens*
 - Lomentariaceae
 - Lomentaria articulata*
 - Lomentaria clavellosa*
 - Lomentaria hakodatensis*
 - Rhodymeniaceae
 - Cordylecladia erecta*
 - Chrysymenia wrightii*
 - Rhodymenia pseudopalmata*

Ceramiales

Ceramiaceae

Antithamnion cruciatum
Antithamnion villosum
Antithamnionella spirographidis
Antithamnionella ternifolia
Bornetia secundiflora
Ceramium callipterum
Ceramium ciliatum
Ceramium cimbricum
Ceramium echionotum
Ceramium secundatum
Ceramium tenuicorne
Gayliella flaccida
Microcladia glandulosa
Pterothamnion crispum
Pterothamnion plumula

Callithamniaceae

Aglaothamnion bipinnatum
Aglaothamnion feldmanniae
Aglaothamnion hookeri
Aglaothamnion pseudobyssoides
Aglaothamnion tenuissimum
Aglaothamnion tripinnatum
Callithamnion corymbosum
Callithamnion tetragonum
Callithamnion tetricum
Crouania attenuata

Wrangeliaceae

Anotrichium furcellatum
Compsothamnion thuyoides
Griffithsia schousboei
Halurus flosculosus
Monosporus pedicellatus
Pleonosporium borneri
Pleonosporium flexuosum
Ptilothamnion sphaericum
Spermothamnion repens
Sphondylothamnion multifidum
Tiffaniella capitata

Spyridiaceae

Spyridia griffithsiana

Dasyaceae

Dasya hutchinsiae
Dasya ocellata
Dasya sessilis
Heterosiphonia japonica
Heterosiphonia plumosa

Delesseriaceae

Acrosorium ciliolatum
Apoglossum ruscifolium
Cryptopleura ramosa
Drachiella spectabilis
Erythroglossum laciniatum
Erythroglossum lusitanicum
Haraldiophyllum bonnemaisonii
Hypoglossum hypoglossoides
Myriogramme minuta
Nitophyllum punctatum
Polyneura bonnemaisonii
Radicilingua thysanorhizans

Rhodomelaceae

Aphanocladia stichidiosa
Boergeseniella fruticulosa
Brongniartella byssoides
Chondria capillaris
Chondria coerulescens
Chondria dasyphylla
Chondria scintillans
Herposiphonia secunda
Herposiphonia tenella
Laurencia pyramidalis
Neosiphonia harveyi
Ophidocladus simpliciusculus
Osmundea pinnatifida
Polysiphonia atlantica
Polysiphonia brodiei
Polysiphonia caespitosa
Polysiphonia denudata
Polysiphonia elongata
Polysiphonia fibrata
Polysiphonia fucoides
Polysiphonia nigra
Polysiphonia stricta
Pterosiphonia ardreana
Pterosiphonia complanata
Pterosiphonia parasitica
Pterosiphonia pennata
Streblocladia collabens

OCHROPHYTA

Sphacelariales

Cladostephaceae

Cladostephus spongiosus

Sphacelariaceae

Sphacelaria cirrosa
Sphacelaria plumula
Sphacelaria rigidula

- Stypocaulaceae
 - Halopteris filicina*
 - Stypocaulon scoparium*
- Dictyotales
 - Dictyotaceae
 - Dictyopteris polypodioides*
 - Dictyota dichotoma*
- Ectocarpales
 - Acinetosporaceae
 - Acinetospora crinita*
 - Hincksia granulosa*
 - Hincksia secunda*
 - Chordariaceae
 - Asperococcus bullosus*
 - Asperococcus ensiformis*
 - Liebmannia leveillei*
 - Myrionema strangulans*
 - Punctaria latifolia*
 - Phycocelis foecunda*
 - Ectocarpaceae
 - Ectocarpus siliculosus*
 - Scytosiphonaceae
 - Colpomenia peregrina*
 - Scytosiphon lomentaria* (*Microspongium gelatinosum stadium*)
 - Ralfsiaceae
 - Petroderma maculiforme*
 - Pseudolithoderma roscoffense*
- Cutleriales
 - Cutleriaceae
 - Cutleria multifida* (*Aglaozonia parvula stadium*)
- Sporochnales
 - Sporochnaceae
 - Carpomitra costata*
- Desmarestiales
 - Desmarestiaceae
 - Desmarestia dudresnayi*
 - Desmarestia ligulata*
- Laminariales
 - Alariaceae
 - Undaria pinnatifida*
 - Laminariaceae
 - Laminaria ochroleuca*
 - Saccharina latissima*
 - Phyllariaceae
 - Saccorhiza polyschides*
- Fucales
 - Cystoseiraceae
 - Cystoseira baccata*
 - Cystoseira nodicaulis*
 - Cystoseira usneoides*

Fucaceae

Fucus vesiculosus

Sargassaceae

Sargassum muticum

CHLOROPHYTA

Ulvaes

Ulvaceae

Ulva clathrata

Ulva pseudocurvata

Ulva rigida

Ulva rotundata

Ulva scandinavica

Ulvaria obscura

Ulvellaceae

Acrochaete viridis

Ulvella lens

Cladophorales

Cladophoraceae

Chaetomorpha aerea

Chaetomorpha ligustica

Cladophora albida

Cladophora hutchinsiae

Cladophora pellucida

Cladophora prolifera

Cladophora rhodolithicola

Cladophora sericea

Rhizoclonium tortuosum

Bryopsidales

Bryopsidaceae

Bryopsis hypnoides

Bryopsis plumosa

Codiaceae

Codium fragile subsp. *fragile*

Codium tomentosum

Codium vermilara

Derbesiaceae

Derbesia marina

Derbesia tenuissima

Ulotricales

Ulotrichaceae

Ulothrix subflaccida

MAGNOLIOPHYTA

Potamogetonales

Zosteraceae

Zostera marina

Cyanophyta

Chroococcales

Chroococcaceae

Dermocarpella Lemmermann

Dermocarpella prasina (Reinsch) Komárek & Anagnostidis

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de la mayoría de las rías estudiadas en un rango de profundidad de 4-26 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Hyellaceae

Hyella Bornet & Flahault

Hyella caespitosa Bornet & Flahault

Hyella tenuior Ercegovic

Registrada fundamentalmente como endozoica, y también sobre maërl y cascajo, en fondos de maërl y de cascajo en las Rías Baixas hasta 23 m de profundidad. Recolectada en casi todas las épocas del año.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Bárbara *et al.* 1996) y Pontevedra (Miranda 1934), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de las rías de Muros-Noia y Vigo, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada para los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

Xenococcaceae

Xenococcus Thuret *in* Bornet & Thuret

Xenococcus pyriformis Setchell & Gardner

Registrada como epífita, y también sobre maërl, en dos fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo en un rango de profundidad de 4-13 m. Recolectada en septiembre y noviembre. Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Xenococcus schousboei Thuret

Registrada como epífita de maërl registrada en dos fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo a 4 y 18 m de profundidad, respectivamente. Recolectada en septiembre y noviembre. Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Oscillatoriales

Oscillatoriaceae

Lyngbya C. Agardh ex Gomont

Lyngbya confervoides C. Agardh ex Gomont

Registrada como epífita, y también sobre maërl, en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia y Arousa en un rango de profundidad de 6-13 m. Recolectada en junio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Lyngbya majuscula (Dillwyn) Harvey ex Gomont

Recolectada epífita, y también sobre maërl, en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo (3-5 m), en marzo y noviembre.

Citada anteriormente en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pseudoanabaenaceae

Leptolyngbya Anagnostidis & Komàrek

Leptolyngbya battersii (Gomont) Anagnostidis & Komàrek

Spirocoleus battersii (Gomont) Silva

Recolectada epífita en un fondo de maërl de la Ría de Arousa (-4 m), en noviembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Spirocoleus Möbius

Spirocoleus fragilis (Meneghini) Silva

Recolectada sobre cascajo en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Arousa (-5 m), en febrero.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Nostocales

Rivulariaceae

Calothrix C. Agardh ex Bornet & Flahault

Calothrix scopulorum (Weber & Mohr) C. Agardh

Recolectada sobre cascajo en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Arousa (-4 m), en noviembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica europea y mediterránea.

Stigonematales

Mastigocladaceae

Brachytrichia Zanardini ex Bornet & Thuret

Brachytrichia lloydii (P.L. Crouan & H.M. Crouan) P. Silva

Recolectada sobre maërl en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 4 m de profundidad, en noviembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Rhodophyta

Bangiophycidae

Porphyridiales

Goniotrichaceae

Stylonema Reinsch

Stylonema alsidii (Zanardini) Drew

Fig. 7

Goniotrichum elegans (Chauvin) Zanardini

Recolectada epífita, aunque también aparece sobre cascajo y maërl en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas, en un rango de profundidad de 3-20 m, durante casi todas las épocas del año.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Erythropeltidales

Erythropeltidaceae

Erythrotrichia Areschoug

Erythrotrichia carnea (Dillwyn) J. Agardh

Recolectada epífita, aunque también aparece sobre cascajo y maërl en fondos de maërl y de cascajo de la mayoría de las rías, en un rango de profundidad de 2-18 m, durante casi todas las épocas del año.

Citada previamente asociada al maërl de la Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Porphyrostromium Trevisan

Porphyrostromium boryanum (Montagne) Silva

Erythrotrichia boryana (Montagne) Berthold

Recolectada epífita y sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un rango de profundidad de 4-14 m, en diferentes meses del año.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Porphyrostromium ciliare (Carmichael) Wynne
Erythrotrichia ciliaris (Carmichael) Thuret

Fig. 7

Recolectada como epífita en fondos de maërl de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un rango de profundidad de 3-14 m, en junio.

El material procedente de la Ría de Pontevedra representa la segunda cita provincial para Pontevedra (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No había sido citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Sahlingia Kornmann

Sahlingia subintegra (Rosenvinge) Kornmann
Erythrocladia subintegra Rosenvinge

Fig. 7

Recolectada epífita en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo, a 4 m de profundidad, en marzo, septiembre y noviembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

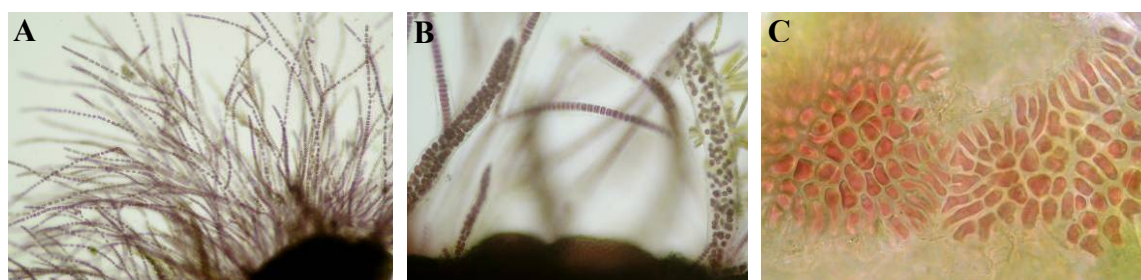


Figura 7. A. *Stylonema alsidii*. Hábito epífita. B. *Porphyrostromium ciliare*. Hábito epífita. C. *Sahlingia subintegra*. Hábito epífita. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Florideophycidae

Colaonematales

Colaonemataceae

Colaonema Batters *emend* Harper & Saunders

Colaonema caespitosum (J. Agardh) Jackelman, Stegenga & Bolton
Audouinella caespitosa (J. Agardh) Dixon

Registrada epífita y sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo en un rango de profundidad de 4-11 m. Recolectada en abril y noviembre. Monosporocistes observados en abril.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Colaconema daviesii (Dillwyn) Stegenga

Acrochaetium daviesii (Dillwyn) Nägeli

Registrada epífita en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un rango de profundidad de 2-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Monosporocistes observados en marzo, abril y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Colaconema naumannii (Askenasy) Prud'homme van Reine, Haroun & Kostermans

Acrochaetium naumannii (Askenasy) Börgesen

Recolectada epífita de *Codium vermilara* únicamente en un banco de maërl de la Ría de Arousa a 4 m de profundidad, en noviembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Palmariales

Rhodothamniellaceae

Rhodothamniella J. Feldmann *emend.* Bidoux & Magne

Rhodothamniella floridula (Dillwyn) Feldmann *in* Christensen

Audouinella floridula (Dillwyn) Woelkerling

Rhodochorton floridulum (Dillwyn) Nägeli

Registrada epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 18 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año. Tetrasporocistes observados en marzo.

Al igual que sucede con *Ptilothamnion sphaericum*, *Spermothamnion repens* y *Tiffaniella capitata* (especies filamentosas de similar hábito), *Rhodothamniella floridula* forma un sistema de ejes erectos y postrados que pueden cubrir los especímenes de maërl. Sin embargo, *R. floridula* se diferencia por sus ejes de menor diámetro (15-20 µm), cuyas células presentan un característico plasto parietal sinuoso (Dixon & Irvine 1977).

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Ahnfeltiales

Ahnfeltiaceae

Ahnfeltia Fries

Ahnfeltia plicata (Hudson) Fries

Gigartina plicata (Hudson) Lamouroux

Registrada sobre guijarros en un fondo de maërl mixto con guijarros en la Ría de Arousa a 5 m de profundidad. Recolectada en junio en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Nemaliales

Galaxauraceae

Scinaia Bivona-Bernardi

Scinaia furcellata (Turner) J. Agardh

Scinaia pseudocrispa (Clemente) Wynne

Scinaia forcillata Bivona-Bernardi

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Arousa, Pontevedra y Vigo en un rango de profundidad de 4-18 m. Recolectada en abril, junio y septiembre en estado vegetativo. Presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 10%) y especímenes de mayor tamaño (hasta 10 cm) en junio y septiembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Scinaia interrupta (De Candolle) Wynne

Fig. 8

Scinaia turgida Chemin

Scinaia subcostata (J. Agardh) Chemin & Hamel

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Arousa, Pontevedra y Vigo en un rango de profundidad de 2-20 m. Recolectada de mayo a septiembre y noviembre, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 20%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 15 cm) durante el verano. Cistocarpos observados en verano.

Citada previamente asociada al maërl de las Rías Baixas (Hamel 1928, Miranda 1934, Seoane-Camba 1960, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002, Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Ferrol, y para los fondos de cascajo gallegos. También aparece registrada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.



Figura 8. *Sciniaia interrupta*. A-B. Ejemplares en un fondo de maërl y en un fondo de cascajo, respectivamente. C. Sección transversal del talo. A: Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia, -11 m), B-C: Cabo Cruz (Ría de Arousa, -9 m).

Gelidiales

Gelidiaceae

Gelidiella Feldmann & Hamel

Gelidiella calcicola Maggs & Guiry

Figs. 9-10, Tab. 4

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 41 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año siempre con porcentajes de cobertura altos (hasta el 50%), es considerada uno de los elementos perennes más relevantes de la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia (Peña & Bárbara 2008b, 2010b). Observados ejemplares con series de tetrasporocistes en mayo, junio, noviembre y diciembre, pero en muy baja proporción. En vista superficial los estiquidios presentan tetrasporocistes dispuestos en 7-8 líneas oblicuas en ramas determinadas y, ocasionalmente, en ramas con crecimiento reactivado después de la formación de los tetrasporocistes (Fig. 10). Esta especie, citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Maggs & Guiry (1987) describieron esta especie como la única del género *Gelidiella* que forma ejes postrados de crecimiento indeterminado, sin ejes erectos y que presenta estiquidios de 8-10 filas de tetrasporocistes dispuestos en líneas oblicuas ("chevron"). Además, *G. calcicola* difiere del resto de especies de *Gelidiella* por la presencia de rizinas derivadas de células corticales únicamente en las zonas de fijación al sustrato. Maggs & Guiry (1987) también diferenciaron *G. calcicola* de especies de *Gelidium* afines geográficamente y de pequeño tamaño como *Gelidium pusillum* por la presencia de una fila central compuesta por la célula axial y células periaxiales, y por células corticales de mayores dimensiones. Posteriormente, en la descripción de *Gelidium maggsiae* por Rico & Guiry (1997), se aportaron diferencias anatómicas entre *Gelidiella calcicola* y *G. maggsiae* basándose en la presencia de ejes erguidos en *G. maggsiae*, y por la característica fila central de célula axial y células periaxiales que en *G. maggsiae* sólo es conspicua en los ejes erguidos. Además, los tetrasporocistes de *G. maggsiae* se disponen de manera irregular y no en líneas oblicuas ("chevrons") como sucede en *G. calcicola*. Por otra parte, *G. maggsiae* presenta talos monoicos frente a los dioicos de *G. pusillum*.

En *Gelidiella calcicola*, las únicas estructuras reproductoras conocidas son estiquidios con tetrasporocistes dispuestos en filas oblicuas. Los estiquidios de tetrasporocistes aparecen en una rama determinada o en ambas opuestas, pero no terminales en ejes principales, aunque a veces se activa el crecimiento vegetativo del eje una vez formados los tetrasporocistes. Según Maggs

& Guiry (1987), *G. calcicola* presenta estructuras reproductoras en invierno y en baja proporción. En el caso de *Gelidium maggsiae*, no se conocen estructuras reproductoras en poblaciones naturales, y las observadas en cultivo han sido obtenidas con temperaturas superiores a 20° C bajo condiciones de irradiancia y longitud de día variable.

La fijación de *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae* en el maërl se realiza mediante pequeños discos rizoidales en forma de gancho que surgen de los ejes, por lo que un mismo individuo puede fijarse a varias piezas de maërl y cascajo simultáneamente, formando un agregado de maërl, cascajo y ejes algales (Fig. 9).

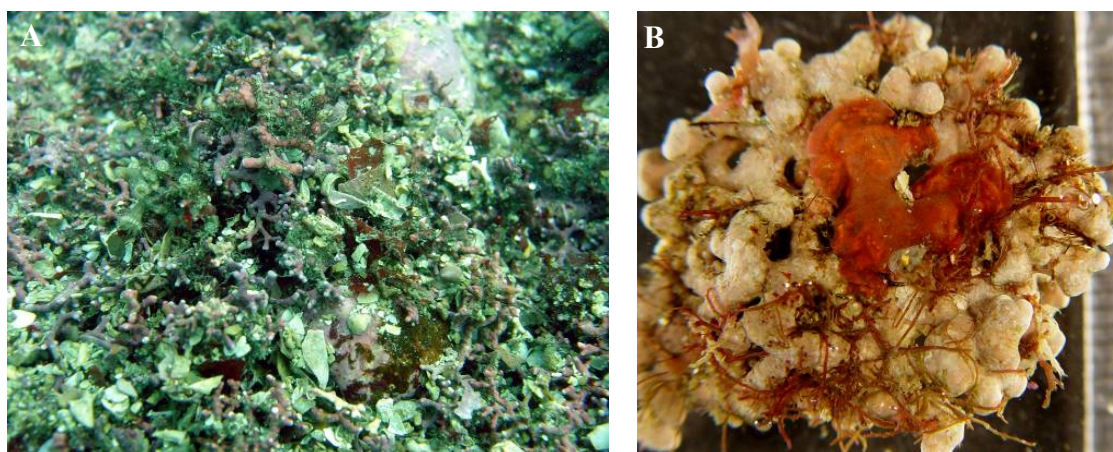


Figura 9. *Gelidiella calcicola*. A. Entramado sobre maërl y cascajo. B. Talos postrados de *G. calcicola* fijados a un mismo ejemplar de maërl en varios puntos. A: Baliza Tofiño (Ría de Vigo, -11 m). B: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

Teniendo en cuenta que en los fondos gallegos de maërl se encuentra a menudo y de forma simultánea *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae*, y que ambas especies muestran entre sí una gran similitud morfológica, se ha optado por aportar datos comparativos con objeto de facilitar su identificación (Tab. 4, Figs. 10 y 11). Los especímenes gallegos de *G. calcicola* presentaron ejes postrados y también otros que, aunque en principio tienen una apariencia erguida, finalmente son decumbentes y se fijan al sustrato. Los talos son de sección comprimida de hasta 240 μm de diámetro, mientras que *Gelidium maggsiae* presenta ejes erguidos comprimidos y postrados cilíndricos de hasta 700 μm de diámetro. La ramificación de *G. calcicola* es opuesta frente a la irregular de *G. maggsiae*. *G. calcicola* presenta rizinas únicamente a nivel de los puntos de fijación al sustrato, mientras que en *Gelidium maggsiae* son abundantes a lo largo del eje. En sección transversal, los ejes de *G. calcicola* presentan una fila muy aparente de 7-9 células periaxiales a ambos lados de la célula axial (cada una de 12-15 μm de diámetro, Fig. 10) mientras que los talos de *G. maggsiae* tienen una fila menos aparente compuesta por la célula axial y 8-11 células pericentrales, cada una de 10-12 μm de diámetro (Fig. 11). *G. calcicola* presenta menos estratos de células medulares que *G. maggsiae* (2-3 frente a 5-8 capas), y éstas además son mucho más grandes (13-31 μm vs 5-10 μm en *G. maggsiae*). Tanto en sección transversal como en vista superficial, las células corticales de *G. calcicola* son ligeramente más grandes y mucho menos compactas que las de *G. maggsiae* (7-15 μm vs 6-11 μm). El tamaño de las células corticales en visión superficial es un buen carácter que permite separar ambas especies cuando se observan en el microscopio estereoscópico. Respecto a la reproducción de *Gelidiella calcicola* en Galicia, tal como indican Maggs & Guiry (1987), han sido muy escasos los talos productores de esporas. En Galicia, se han detectado también en mayo y junio por lo que el período reproductivo de esta especie no estaría restringido únicamente a los meses de invierno tal como sucede en otras regiones atlánticas europeas septentrionales (Maggs & Guiry

1987). Los estiquidios de tetrasporocistes de *G. calcicola* se disponen en ramas determinadas, aunque también se han observado también en ramas de crecimiento activo tras de la formación de los tetrasporocistes. Los estiquidios de tetrasporocistes están formados por 7-8 filas dispuestas en líneas oblicuas ("chevron"). Cada tetrasporociste presenta un diámetro de 22-40 μm . Únicamente han sido observadas estructuras reproductoras en *G. calcicola* (tetrasporocistes) y no en *G. maggsiae*.

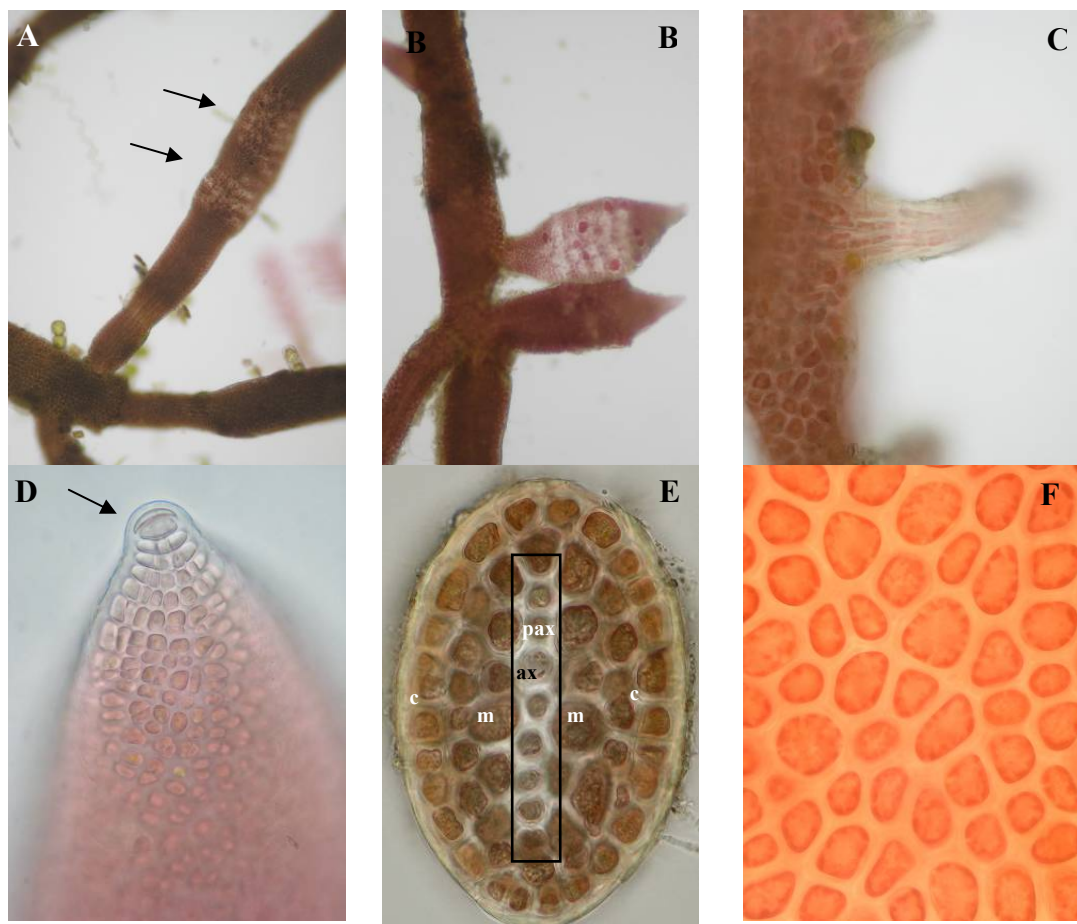


Figura 10. *Gelidiella calcicola*. A. Tetrasporocistes dispuestos en líneas oblicuas –flechas– sobre una rama con crecimiento activo. B. Detalle de estiquidios con series de tetrasporocistes dispuestos en líneas oblicuas. C. Disco rizoidal en forma de gancho. D. Detalle de la célula apical conspicua de los ejes (flecha). E. Sección transversal de un eje mostrando fila central conspicua con la célula axial (ax) y 7 células periaxiales (pax), células medulares (m) y células corticales (c). F. Vista en superficie de las células corticales. A-F: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

El material gallego de ambas especies se ajusta en general a lo descrito para *Gelidiella calcicola* (Maggs & Guiry 1987) y *Gelidium maggsiae* (Rico & Guiry 1997). Sin embargo, atendiendo a la diferenciación dentro de Gelidiales mediante la morfología del sistema postrado propuesta por Perrone *et al.* (2006), el material estudiado de *G. calcicola* no encajaría dentro de Gelidiellaceae Fan *emend.* Perrone, Felicini & Bottalico, sino en la familia propuesta Pterocladiaceae Felicini & Perrone. Según estos autores, el sistema de fijación de la familia Gelidiellaceae consiste en filamentos rizoidales con pared celular gruesa, originados únicamente a partir de las células corticales externas del talo con las que se mantienen conectadas sin tabique alguno. En el material gallego de *G. calcicola*, los discos rizoidales en forma de gancho presenta filamentos rizoidales uniseriados multicelulares sin conexión alguna con las células

corticales del talo. Este carácter, entonces, aproximaría *G. calcicola* a la familia Pterocladiales. De hecho, Maggs & Guiry (1987) reconocieron similitudes existentes entre *G. calcicola* y *Pterocladia melanoidea* (Schousboe ex Bornet) Santelices & Hommersand ya que esta última especie presenta también pocas rizinas sólo en los talos maduros y tetrasporocistes dispuestos en líneas oblicuas ("chevron") sobre los ejes principales.

Tabla 4. Diferencias entre *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae* procedentes de fondos de maërl y cascajo de Galicia.

	<i>Gelidiella calcicola</i>	<i>Gelidium maggsiae</i>
Diámetro de talo	100-240 µm.	200-700 µm.
Ramificación	Opuesta.	Irregular.
Rizinas y situación	Presentes sólo en los puntos de fijación al sustrato.	Abundantes a lo largo del eje.
Células periaxiales (sección transversal)	Fila central notoria, compuesta por 7-9 células (12-15 µm de diámetro).	Fila poco aparente compuesta por 8-11 células (10-12 µm de diámetro).
Médula (sección transversal)	2-3 capas de células, cada una 13-31 µm de diámetro.	Hasta 5-8 capas de células, cada una 5-10 µm de diámetro.
Células corticales (vista superficial)	(5) 7-15 µm de diámetro con pared celular de 2-3 µm espesor.	(5) 6-11 µm de diámetro, con pared celular de (1) 2-3 µm de espesor.
Estructuras reproductoras	Estiquidios de 7-8 filas de tetrasporocistes dispuestos en líneas oblicuas ("chevron"), cada uno de 22-40 µm diámetro.	No observadas

En los fondos de maërl y cascajo de Galicia, además de *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae*, se encuentran otras dos especies de hábito similar, como *Gelidium pusillum* y talos juveniles de *Pterocladia capillacea* (Figs. 12 y 13). Según Maggs & Guiry (1987), los especímenes pequeños y estrechos de *G. pusillum* asociados al maërl se diferencian de *G. calcicola* por presentar ejes cilíndricos a comprimidos con ramificación irregular y células corticales mucho más pequeñas. En sección longitudinal, mientras *G. pusillum* presenta una transición gradual entre la parte central del eje y las células corticales, ésta es mucho más pronunciada en *G. calcicola* debido a que *G. pusillum* presenta 4-6 capas de células de filamentos corticales frente a 1-3 capas en *G. calcicola*. En sección transversal, *G. pusillum* presenta una región medular de células escasamente pigmentadas intercaladas con rizinas dispersas con paredes celulares finas. Asimismo, *G. pusillum* no presentan tetrasporocistes dispuestos en líneas oblicuas en ramas especializadas. En estado vegetativo, *G. pusillum* se diferencia de *G. calcicola* y *G. maggsiae* por la ausencia de la fila central de células periaxiales (Maggs & Guiry 1987, Rico & Guiry 1997). Además, *G. maggsiae* es considerada una especie monoica, mientras que *G. pusillum* es dioica (Rico & Guiry 1997).

Pterocladia capillacea presenta cistocarpos uniloculados (Santelices & Hommersand 1997) frente a los biloculados de *Gelidium*. Sin embargo, los especímenes de *P. capillacea* recolectados en los fondos de maërl y cascajo de Galicia normalmente estaban estériles y eran de pequeño tamaño. En el material estudiado, los ápices eran espatulados y desprovistos de célula apical prominente como los descritos para *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae* (Maggs & Guiry 1987, Rico & Guiry 1997). En sección transversal no se distingue una fila de célula axial y células periaxiales y, de acuerdo con Feldmann & Hamel (1936) y Dixon & Irvine (1977), las rizinas están situadas en la región medular del eje. Por otra parte, en vista superficial, las células corticales son mucho más pequeñas -5-6 (10) µm- que las observadas en *G. calcicola* -7-15 µm- y *G.*

maggsiae -6-11 µm- por lo que no son distinguibles bajo el microscopio estereoscópico. Además, talos de *P. capillacea* alcanzaron 10 cm de longitud máxima frente a los 4 cm de *G. maggsiae* y 3 cm de *G. calcicola*.

Gelidium Lamouroux

Gelidium crinale (Turner) Gaillon

Recolectada sobre cascajo en un único fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Arousa a 3 m de profundidad, en diciembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Gelidium maggsiae Rico & Guiry

Fig. 11, Tab. 4

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un rango de profundidad de 2-28 m. Recolectada a lo largo de todo el año con porcentajes de cobertura altos (hasta un 60%) se considera uno de los elementos perennes de la flora asociada a fondos de maërl de Galicia (Peña & Bárbara 2008b). No se han observado estructuras reproductoras.

Hasta el momento no se han encontrado estructuras reproductoras en poblaciones naturales, sino que se conocen a partir de cultivos mantenidos a temperaturas superiores a 20° C bajo condiciones de irradiancia y longitud de día variable (Rico & Guiry 1997). Esta especie, descrita por primera vez asociada a la comunidad de maërl en Irlanda, puede llegar a ser confundida con otras especies de hábito y morfología similar (*Gelidiella calcicola*, *Gelidium pusillum* y especímenes pequeños de *Pterocliadiella capillacea*). El estudio comparativo entre estas especies ha sido desarrollado en el apartado anterior de *Gelidiella calcicola*.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1999, 2002), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

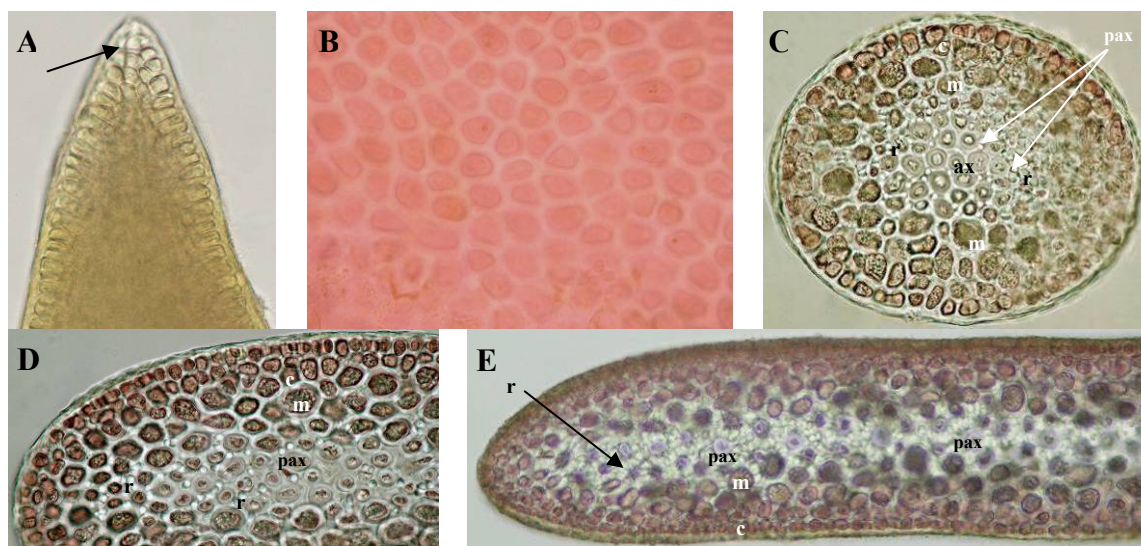


Figura 11. *Gelidium maggsiae*. A. Rama con célula apical conspicua. B. Vista en superficie de las células corticales. C. Sección transversal de un eje postrado cilíndrico mostrando células periaxiales dispuestas en el centro sin una fila ordenada, rizinas y 4-5 capas de células medulares. D-E. Secciones transversales de ejes erguidos comprimidos mostrando 4-6 capas de células subcorticales y rizinas abundantes intercaladas entre células periaxiales dispuestas en una fila poco aparente. ax: célula axial; pax: célula periaxial; r: rizinas; m: células medulares; c: células corticales. A-B: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m); C-E: Faro de Piedra Seca (Ría de Arousa, -14 m).

Gelidium pulchellum (Turner) Kützting

Recolectada sobre guijarros, únicamente en un fondo de cascajo mixto con arena y guijarros en la Ría de Vigo a 5 m de profundidad, en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de cascajo de la Ría de Vigo. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis

Fig. 12

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un rango de profundidad de 3-13 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Cistocarpos biloculados observados en septiembre, y tetrasporocistes en septiembre y diciembre.

Dado que esta especie puede llegar a ser confundida con especies de hábito y morfología similar como son *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae* y ejemplares juveniles de *Pterocladia capillacea*, se ha realizado un estudio comparado de las mismas en el apartado anterior de *Gelidiella calcicola*.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

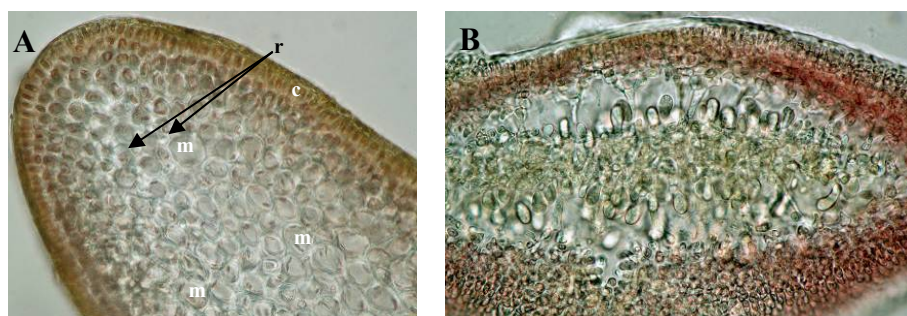


Figura 12. *Gelidium pusillum*. A. Sección transversal de un eje comprimido con rizinas (r) de forma dispersa intercaladas entre varias capas de células medulares (m), sin fila aparente de células periaxiales. B. Sección transversal de un cistocarpo biloculado. A: Isla Benencia (Ría de Arousa, - 3 m); B: Faro de Piedra Seca (Ría de Arousa, -14 m).

Gelidium spinosum (Gmelin) Silva

Gelidium latifolium (Greville) Bornet & Thuret

Gelidium attenuatum (Turner) Thuret

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un rango de profundidad de 4-26 m. Recolectada en junio, noviembre y diciembre. Cistocarpos observados en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea y mediterránea.

Pterocladia Santelices & Hommersand

Pterocladia capillacea (Gmelin) Santelices & Hommersand

Fig. 13

Pterocladia capillacea (Gmelin) Bornet

Pterocladia pinnata (Hudson) Papenfuss

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 26 m de profundidad. Recolectada a lo largo de casi todo el año, presentó sus mayores porcentajes de cobertura (hasta 30%) en febrero, marzo, mayo y julio. Tetrasporocistes observados en mayo. En este tipo de fondos submareales, esta especie presenta un tamaño que no suele superar los 10 cm de longitud, por lo que puede ser confundida con especies de hábito similar tales como *Gelidium maggsiae*. En el apartado de *Gelidiella calcicola* se comentan las diferencias anatómicas y reproductivas más significativas a la hora de diferenciar estas especies. Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 13. *Pterocladia capillacea*. A. Especímenes de herbario recolectados sobre maërl. B. Sección transversal de un eje comprimido con abundantes rizinas (r) concentradas en la región medular y ausencia de una fila aparente de células periaxiales. r: rizinas; m: células medulares; c: células corticales. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, - 3 m).

Gracilariales

Gracilariaceae

Gracilaria Greville

Gracilaria gracilis (Stackhouse) Steentoft, Irvine & Farnham

Fig. 14

Gracilaria verrucosa (Hudson) Papenfuss

Gracilaria confervoides Greville, *nom. illeg.*

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de todas las rías estudiadas hasta 28 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 50%) en diferentes meses del año

(febrero, junio, julio, septiembre, noviembre y diciembre), mientras que los ejemplares de mayor tamaño (hasta 20 cm) se registraron durante los meses de verano (junio-julio). Cistocarpos observados durante todo el año, tetrasporocistes en febrero y septiembre.

Citada previamente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Pontevedra (Miranda 1934) y Vigo (Seoane-Camba 1960, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, BIOMAERL Team 1999), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 14. A-B. *Gracilaria gracilis*. Ejemplar en un fondo de maërl mixto con cascajo. B. Especímenes de herbario sobre cascajo. **C. *Gracilaria multipartita*.** Ejemplar en un fondo de maërl. A: Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia, -11 m); B: Islote Galiñeiro (Ría de Arousa, -6 m); C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Gracilaria multipartita (Clemente) Harvey
Gracilaria foliifera (Forsskal) Börgesen

Fig. 14

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 26 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 50%) en diferentes meses del año (febrero, junio-septiembre y diciembre), mientras que los especímenes de mayor tamaño (hasta 20 cm) se registraron durante mayo-agosto. Cistocarpos observados de junio a septiembre.

Citada previamente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Pontevedra (Hamel 1928, Miranda 1934) y Vigo (Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, BIOMAERL Team 1999) constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Pterocladophilaceae

Gelidiocolax Gardner

Gelidiocolax margaritoides (Martin & Pocock) Fan & Papenfuss

Fig. 15

Registrada como parásito de *Gelidium maggsiae* y *Gelidiella calcicola* en fondos de maërl de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un rango de profundidad de 6-13 m. Recolectada en junio y diciembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia (Peña & Bárbara 2006a). No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

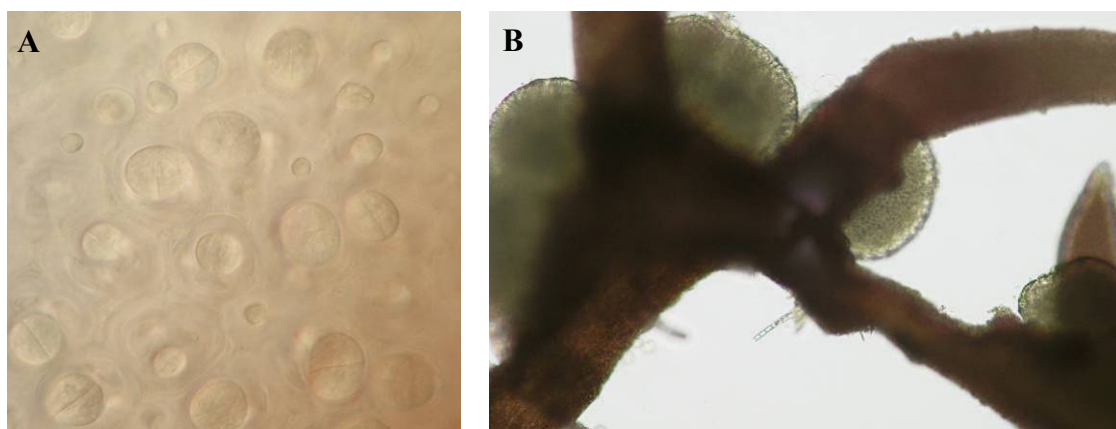


Figura 15. *Gelidiocolax margaritoides*. A. Tetrascopocistes cruciados. B. Especímenes parásitos en *Gelidium maggsiae*. A-B: Islas Cíes (Ría de Vigo, -6 m).

Bonnemaisoniales

Bonnemaisoniaceae

Asparagopsis Montagne in Barker-Webb & Berthelot

Asparagopsis armata Harvey

Falkenbergia rufolanosa (Harvey) Schmitz in Schmitz & Hauptfleisch *stadium*

Tanto la fase gametofítica (*Asparagopsis armata*) como la esporofítica (*Falkenbergia rufolanosa*) fueron registradas epífitas y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo. La fase esporofítica se encontró frecuentemente en todas las rías de estudio, mientras que la fase gametofítica fue registrada sólo en las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán, en un rango de profundidad similar (hasta 24-25 m). Gametófitos recolectados en febrero, junio y noviembre, mientras que los esporófitos aparecen casi todo el año.

La fase gametofítica (*A. armata*), citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Pontevedra y Aldán, y para los fondos de cascajo gallegos. En cambio, la fase esporofítica (*F. rufolanosa*) es novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de todas las rías de estudio. Ambas fases también están presentes en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Bonnemaisonia C. Agardh

Bonnemaisonia asparagoides (Woodward) C. Agardh

Fig. 16

Fucus asparagoides Woodward

Únicamente se ha detectado la fase gametofítica (*Bonnemaisonia asparagoides*) sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año, con individuos fértiles durante los meses de verano (junio-agosto).

Tanto la fase gametofítica como la esporofítica (*Hymenoclonium serpens*) han sido citados anteriormente asociados al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1999, 2004); sin embargo, en opinión de Salvador (2009: 146), el material de herbario (SANT-Algae 7569) de

Hymenoclonium serpens no corresponde a ninguna de las especies de *Bonnemaisonia*. Para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías y para los fondos de cascajo gallegos, la fase gametofítica constituye novedad. La fase gametofítica también está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea, mientras que la esporofítica sólo aparece citada para la costa atlántica.

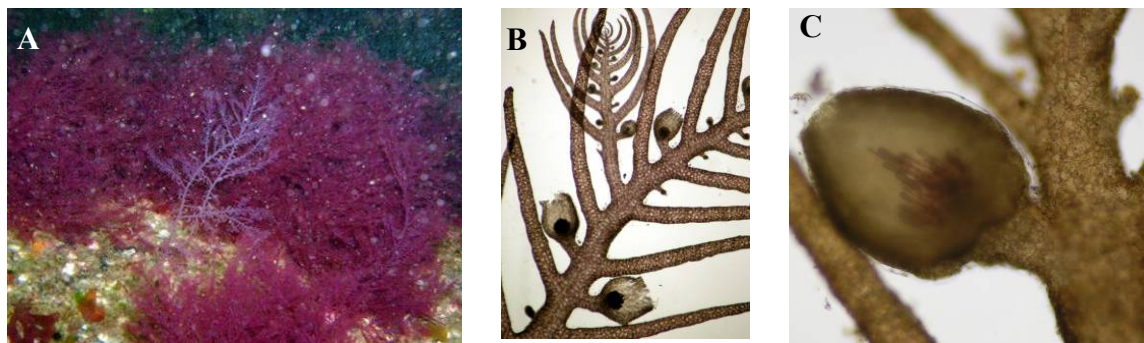


Figura 16. *Bonnemaisonia asparagoides*. A. *B. asparagoides* junto con *Bonnemaisonia clavata* en un fondo de maërl mixto con cascajo. B-C. Ramas portando cistocarpos. A-B: Baliza Tofiño (Ría de Vigo, -11 m); C: Piedra Seca (Ría de Arousa, 14-20 m).

***Bonnemaisonia clavata* Hamel**

Fig. 17

Recolectada sobre maërl y cascajo en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Arousa en un intervalo de profundidad de 3-20 m. Se encontró de mayo a septiembre y fue abundante en junio. Únicamente fueron observados espermatocistes y cistocarpos en junio y agosto. Se citó como novedad para la provincia de A Coruña (Bárbara *et al.* 2005a) en base a material recolectado de dos fondos de maërl de la Ría de Arousa.

Bonnemaisonia clavata constituye además novedad para la flora asociada a fondos de maërl maërl de Galicia y no aparece citada en fondos de maërl europeos.

***Bonnemaisonia hamifera* Hariot**

***Trailliella intricata* Batters stadium**

Únicamente se ha encontrado la fase esporofítica (*Trailliella intricata*), como epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo en las Rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un amplio intervalo de profundidad (3-41 m). Presente casi todo el año. *Trailliella intricata* fue citada como primera cita para la provincia de A Coruña con el material recolectado en dos fondos de maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2006a) y registrada como segunda cita provincial para Pontevedra en base a material procedente de las rías de Pontevedra y Vigo (Bárbara 2005b, 2006a).

La fase esporofítica (*Trailliella intricata*) citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para los fondos de maërl del resto de rías gallegas. En fondos de maërl de la costa atlántica europea sólo se conoce la fase esporofítica.

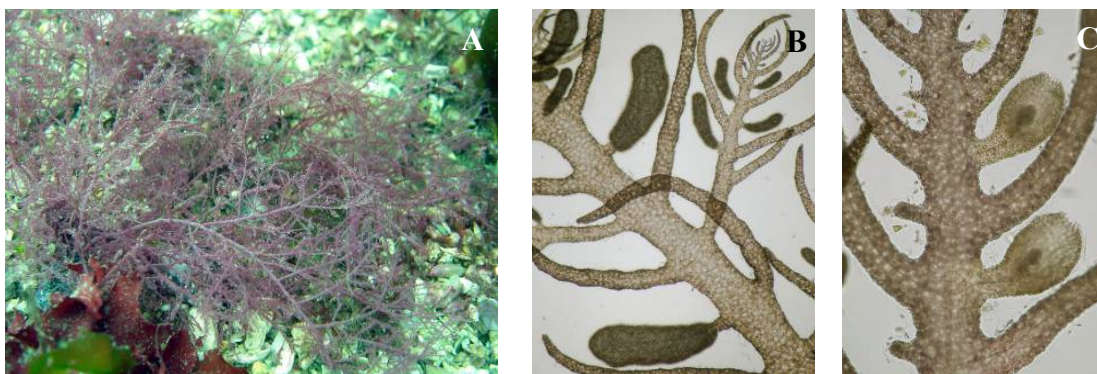


Figura 17. *Bonnemaisonia clavata*. A. Espécimen en un fondo de maërl mixto con cascajo. B. Rama portando espermatocistes. C. Rama portando cistocarpos. A: Isla Benencia (Ría de Arousa, -4 m); B: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m); C: Faro de Piedra Seca (Ría de Arousa, 14-20 m).

Naccariaceae

Atractophora P.L. Crouan & H.M. Crouan

Atractophora hypnoides P.L. Crouan & H.M. Crouan

Fig. 18

Rhododiscus pulcherrimus P.L. Crouan & H.M. Crouan *stadium*

Naccaria hypnoides (P.L. Crouan & H.M. Crouan) J. Agardh

Sólo fue registrada la fase esporofítica incrustante (*Rhododiscus pulcherrimus*) sobre maërl, cascajo y también sobre guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías de estudio hasta 27 m de profundidad. Presente todo el año.

Esta cita constituye novedad para la Península Ibérica ya que hasta el momento sólo se conocía la fase gametofítica. Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a), y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

La fase esporofítica es novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Ambas fases se conocen en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

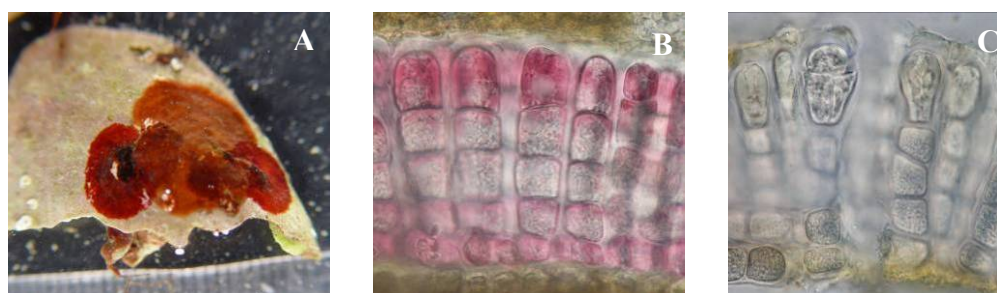


Figura 18. *Rhododiscus pulcherrimus*. A. Espécimen sobre un resto de cascajo. B. Sección transversal del talo. C. Tetrasporociste terminal cruciado. A-C: Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -16 m).

Cryptonemiales

Dumontiaceae

Dilsea Stackhouse

Dilsea carnosa (Schmidel) Kuntze

Dilsea edulis Stackhouse

Especie característica de fondos rocosos submareales, que fue recolectada en una ocasión sobre maërl en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 3 m de profundidad. Recolectada en marzo, un único espécimen joven de pequeño tamaño (5 cm).

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Dudresnaya P.L. Crouan & H.M. Crouan

Dudresnaya verticillata (Withering) Le Jolis

Fig. 19

Dudresnaya coccinea (C. Agardh) P.L. Crouan & H.M. Crouan

Recolectada en las Rías Baixas, sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo, entre 4-18 m. Recolectada de junio a septiembre. Espermatocistes y cistocarpos observados en junio y julio.

El registro en las rías de Pontevedra y Vigo representan la segunda cita provincial para Pontevedra (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie, citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Pontevedra (Miranda 1936), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

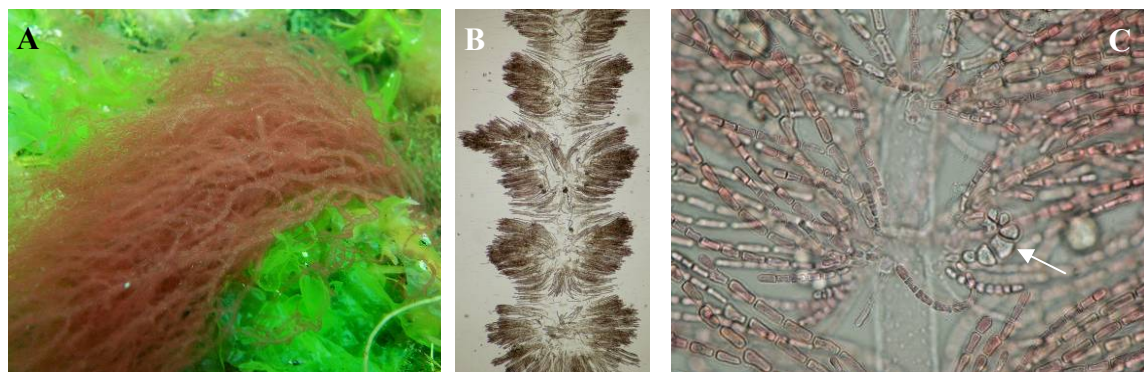


Figura 19. *Dudresnaya verticillata*. A. Especimen en un banco de maërl junto con *Ulva* spp. B. Detalle del eje flácido con ramificación en verticilos radiales. C. Verticilos de ramas ramificadas mostrando una rama carpogonial curvada (flecha). A-C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Halymeniaceae

Cryptonemia J. Agardh

Cryptonemia lomation (Bertoloni) J. Agardh

Cryptonemia seminervis (C. Agardh) J. Agardh

Registrada sobre maërl, únicamente en un banco de maërl de la Ría de Arousa a 7 m de profundidad.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Pontevedra (Hamel 1928, Miranda 1934), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Arousa. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Halymenia C. Agardh

Halymenia latifolia P.L. Crouan & H.M. Crouan ex Kützinger

Fig. 20

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 8-26 m. Recolectada de mayo a septiembre, presentó el mayor porcentaje de cobertura (hasta un 20%) en junio. Cistocarpos y tetrasporocistes observados en julio.

Cultivos de esta especie permitieron describir la existencia de una fase latente o de resistencia que consiste en filamentos acrochaetioides que componen los discos basales de los gametófitos y esporófitos. Estos filamentos perforan sustratos calcáreos, preferentemente maërl muerto y cascajo, y de ellos surgen las frondes de *H. latifolia* (Maggs & Guiry 1982). Según estos autores, se trataría de una forma latente de la especie durante las condiciones desfavorables ya que no forman estructura reproductora alguna.

Citada previamente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Arousa (Bárbara *et al.* 2002, 2004) y Vigo (Niell 1970), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Pontevedra. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

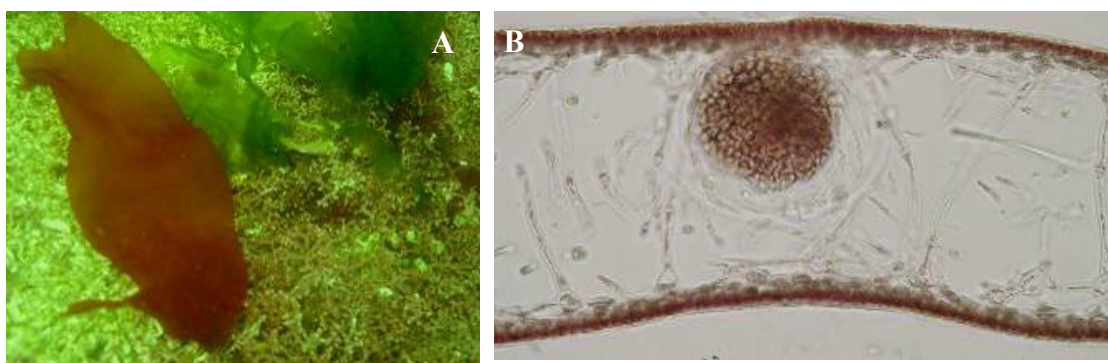


Figura 20. *Halymenia latifolia*. A. Espécimen en un fondo de maërl. B. Sección transversal de la fronde mostrando un gonimoblasto. A-B: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m).

Kallymeniaceae

Callophyllis Kützing

Callophyllis laciniata (Hudson) Kützing

Fig. 21

Rhodymenia laciniata (Hudson) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-41 m. Recolectada a lo largo de todo el año con moderada cobertura, los mayores porcentajes de cobertura (40-60%) así como los individuos de mayor tamaño (hasta 20 cm) fueron registrados de junio a octubre. Cistocarpos observados en septiembre, octubre y noviembre, y tetrasporocistes en septiembre y noviembre.

Ejemplares jóvenes de *C. laciniata* pueden llegar a ser confundidos con *Stenogramme interrupta*, una especie muy frecuente en los fondos de maërl y cascajo gallegos. De acuerdo con Dixon & Irvine (1977) e Irvine (1983), ambas presentan láminas con ramificación dicótoma y ápices redondeados. *Callophyllis laciniata* presenta un córtex más desarrollado (hasta 5 capas vs 1-2 capas en *S. interrupta*) provisto de células corticales externas más pequeñas en vista superficial (2-6 μm vs 4-9 μm de diámetro en *S. interrupta*). Por otra parte, en las láminas de *Stenogramme interrupta* presentan células de menor tamaño intercaladas entre otras más grandes medulares.

Callophyllis laciniata se conocía asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (Seoane-Camba 1960, Niell 1970) pero era desconocida en fondos de maërl del resto de las rías y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

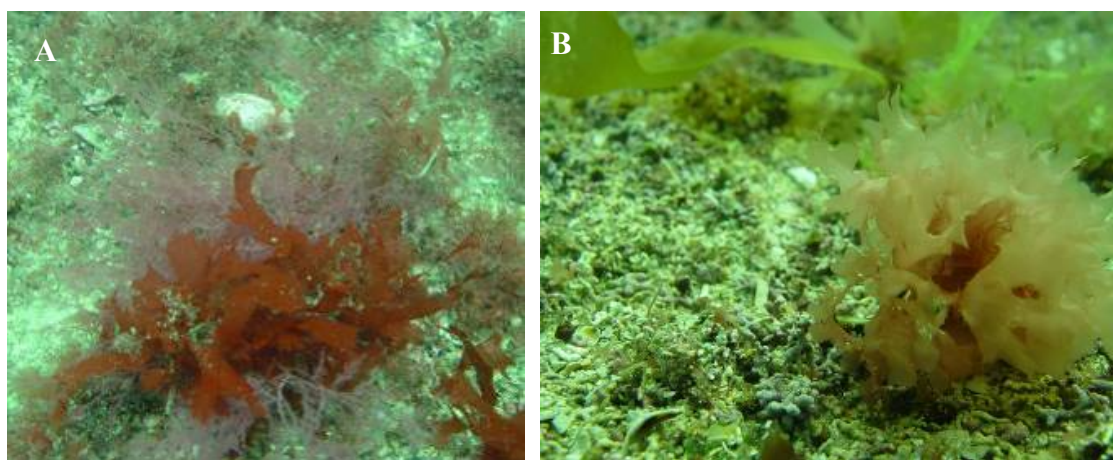


Figura 21. *Callophyllis laciniata*. Especímenes en fondos de maërl mixtos con cascajo. A: Faro de Piedra Seca (Ría de Arousa, -14 m); B: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Kallymenia J. Agardh

Kallymenia reniformis (Turner) J. Agardh

Fig. 22

Registrada epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada a lo largo de casi todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 30%) de marzo a septiembre. Espermatocistes observados en junio, cistocarpos en junio, julio y septiembre. Tetrasporocistes en marzo, junio, julio, septiembre y noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

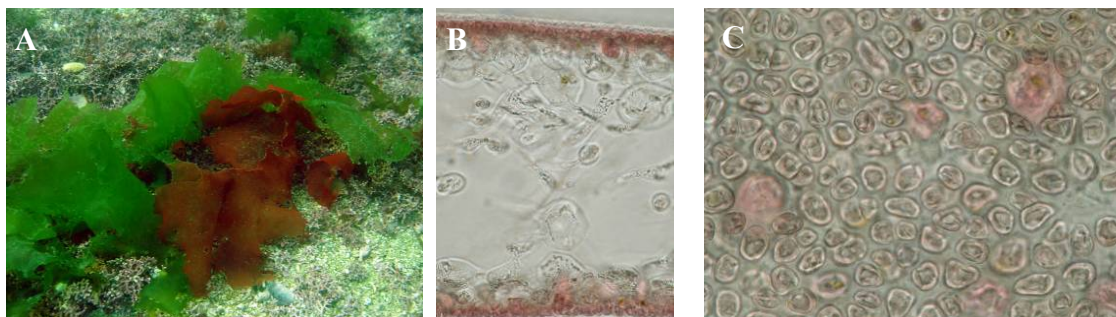


Figura 22. *Kallymenia reniformis*. A. Especimen en un fondo de maërl. B. Sección transversal de la lámina mostrando células medulares estrelladas. C. Visión superficial de tetrasporocistes dispuestos a lo largo del córtex. A-C. Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m).

Peyssonneliaceae

Peyssonnelia Decaisne

Peyssonnelia armorica (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Weber-van Bosse *in* Børgesen Fig. 23

Cruoriella armorica P.L. Crouan & H.M. Crouan

Registrada epizoica y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 20 m de profundidad. Recolectada a lo largo de casi todo el año, presentó sus mayores porcentajes de cobertura en febrero y julio. Nematecios con espermatocistes, casporosporocistes y tetrasporocistes observados todo el año. El registro de esta especie en Galicia representa la primera cita para la costa atlántica de la Península Ibérica. Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 23. *Peyssonnelia armorica*. A. Especimen sobre la concha de un gasterópodo. B. Vista en superficie de la parte ventral, poliflabelada. C. Sección transversal radial del talo mostrando células basales y filamentos ascendentes con ramificación pseudodicótoma casi perpendiculares a las basales (anatomía tipo rubra). A-C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Peyssonnelia atropurpurea P.L. Crouan & H.M. Crouan

Fig. 24

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 2-14 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Nematecios con carposporocistes observados en noviembre. Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.



Figura 24. *Peyssonnelia atropurpurea*. A. Especímenes sobre cascajo. B. Vista en superficie de la parte ventral mostrando filamentos paralelos. C. Sección transversal radial del talo con células basales a partir de las cuales surgen filamentos ascendentes en un ángulo muy agudo ($<30^\circ$, anatomía tipo atropurpurea). A-C: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

Peyssonnelia dubyi P.L. Crouan & H.M. Crouan

Fig. 25

Cruoriella dubyi (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Schmitz

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 26 m de profundidad. Recolectada durante todo el año. Nematecios con espermatocistes, carposporocistes y tetrasporocistes observados todo el año. Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2004) y Pontevedra (Hamel 1928, Miranda 1934), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

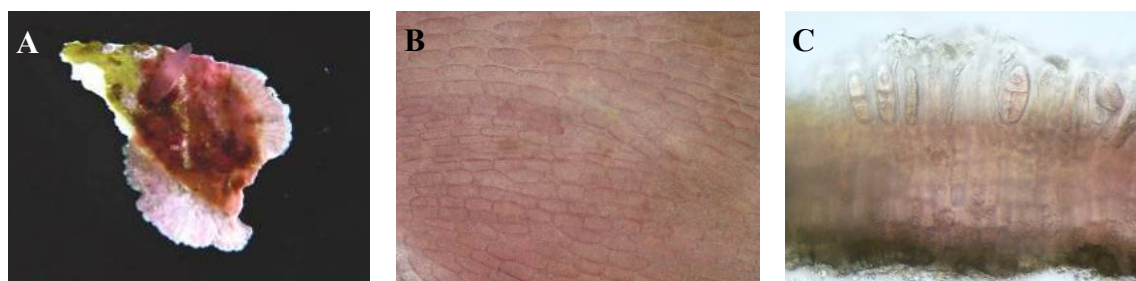


Figura 25. *Peyssonnelia dubyi*. A. Especímen sobre cascajo. B. Vista en superficie de la parte ventral poliflavelada. C. Sección transversal radial mostrando nematecio elevado con tetrasporocistes cruciados y filamentos ascendentes casi verticales (anatomía rubra-type). A-B: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m); C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3m).

Peyssonnelia harveyana P.L. Crouan & H.M. Crouan ex J. Agardh

Fig. 26

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las Rías Baixas hasta 27 m de profundidad. Nematecios con espermatocistes, carposporocistes y tetrasporocistes observados todo el año. Recolectada a lo largo de todo el año, con porcentajes de cobertura relativamente altos (hasta un 30%) en diferentes épocas del año, es una especie perenne relevante en la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia.

El presente estudio recoge la primera cita para el noroeste de la Península Ibérica, con registros próximos en Portugal (Ardre 1970) y en el Cantábrico (Gorostiaga *et al.* 2004). Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Esta especie constituye además novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

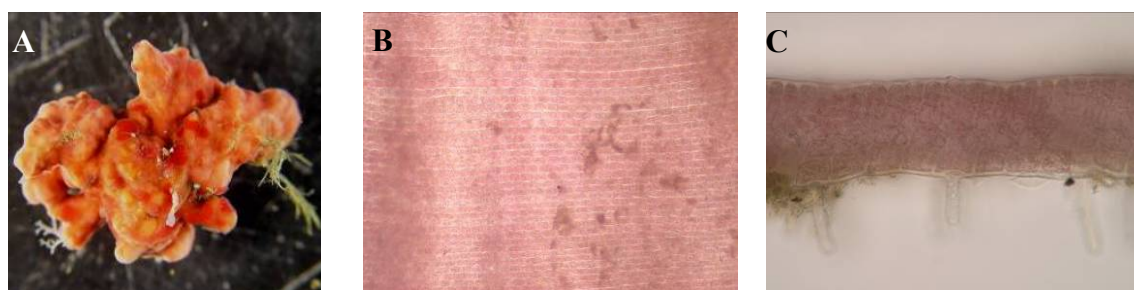


Figura 26. *Peyssonnelia harveyana*. A. Espécimen con nematecios femeninos (color más intenso) sobre maërl. B. Vista en superficie de la parte ventral con filamentos basales paralelos. C. Sección transversal radial con rizoides unicelulares insertos en la parte central de la célula basal, y filamentos ascendentes casi verticales (anatomía tipo rubra). A-C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Peyssonnelia immersa Maggs & L.M. Irvine

Fig. 27

Registrada sobre maërl y cascajo de fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Nematecios inmersos con carposporocistes observados a lo largo del año y tetrasporocistes en mayo, junio y diciembre. Esta cita representa la primera para la Península Ibérica. Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

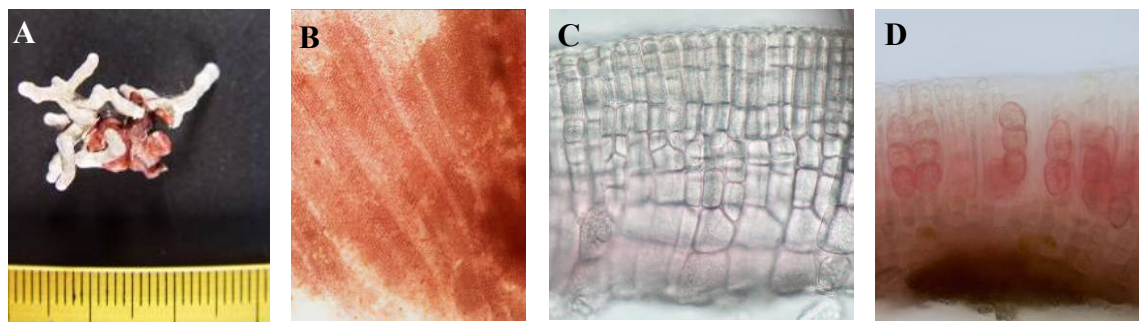


Figura 27. *Peyssonnelia immersa*. A. Espécimen sobre maërl. B. Vista en superficie de la parte ventral con filamentos basales paralelos con bandas de color más intenso. C. Sección transversal radial con filamentos ascendentes casi verticales con ramificación pseudodicotoma (anatomía tipo rubra). D. Sección transversal radial con nematecio inmerso conteniendo cadenas de carposporocistes de 2-3 carpósporas. A: Punta Aguiuncho (Ría de Arousa, -11 m); B-D: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Hildenbrandiales

Hildenbrandiaceae

Hildenbrandia Nardo

Hildenbrandia crouaniorum J. Agardh

Fig. 28

Hildenbrandia canariensis Börgesen

Hildenbrandia crouanii J. Agardh

Registrada sobre guijarros en fondos de maërl mixtos con guijarros de las rías de Arousa y Pontevedra en un intervalo de profundidad de 2-13 m. Recolectada en diferentes épocas del año con conceptáculos de tetrasporocistes zonados.

Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Hildenbrandia rubra (Sommerfelt) Meneghini

Fig. 28

Hildenbrandia prototypus Nardo

Hildenbrandia rosea Kützinger

Registrada sobre guijarros en fondos de maërl mixtos con guijarros de las rías de Muros-Noia, Arousa y Pontevedra en un intervalo de profundidad de 2-6 m. Recolectada en diferentes épocas del año con conceptáculos de tetrasporocistes con división irregular.

Información más detallada acerca de esta especie aparece incluida en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada al maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

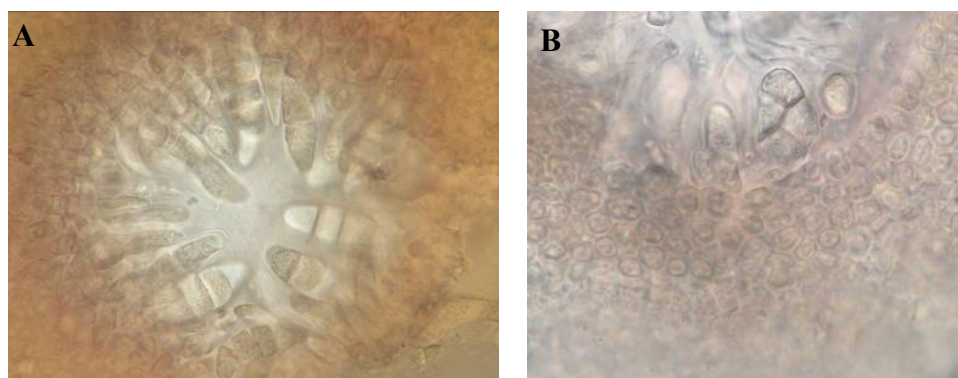


Figura 28. A. *Hildenbrandia crouaniorum*. Conceptáculo con tetrasporocistes zonados. **B. *H. rubra*.** Conceptáculo de tetrasporocistes con división irregular. A: Isla Erbosa (Ría de Arousa, -5 m); B: Playa Carregueros (Ría de Arousa, -2 m).

Corallinales

Corallinaceae

Corallina Linnaeus

Corallina elongata Ellis & Solander

Corallina mediterranea Areschoug

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de casi todas las Rías Baixas hasta 16 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea.

Corallina officinalis Linnaeus

Registrada sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa y Pontevedra en un intervalo de profundidad de 3-11 m. Recolectada en marzo, agosto y noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Pontevedra. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Jania Lamoroux

Jania longifurca Zanardini

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Vigo a un intervalo de profundidad de 3-5 m. Recolectada en marzo, junio y julio.

Esta especie, de distribución más meridional que *Jania rubens*, es más robusta y de mayor tamaño, con intergenículas de hasta 500 µm de diámetro (Gayral 1958, Irvine & Chamberlain 1994).

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Jania rubens (Linnaeus) Lamouroux

Jania corniculata (Linnaeus) Lamouroux

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl mixtos con cascajo y guijarros de casi todas las rías estudiadas, hasta una profundidad de 20 m. Recolectada todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta el 10%) en diferentes épocas del año.

La variedad de esta especie *J. rubens* var. *corniculata* (Linnaeus) Yendo fue también recolectada en un fondo de maërl somero (Ría de Vigo, -4 m).

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada de fondos de maërl del resto de las rías gallegas. Tanto *Jania rubens* como la variedad *J. rubens* var. *corniculata* están presentes en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Lithophyllum Philippi

Lithophyllum incrustans Philippi

Registrada sobre cascajo y guijarros y también, muy ocasionalmente, como rodolitos (ver apartado de especies formadoras de maërl) en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros en casi todas las rías estudiadas hasta 21 m de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año. Conceptáculos uniporados observados en diferentes épocas del año.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Titanoderma Nägeli

Titanoderma pustulatum (Lamouroux) Nägeli

Dermatolithon pustulatum (Lamoroux) Foslie

Dermatolithon litorale (Suneson) Hamel & Lemoine

Epífita en fondos de maërl de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, entre 2-18 metros de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Hapalidiaceae

Melobesia Lamouroux

Melobesia membranacea (Esper) Lamouroux

Lithothamnion membranaceum (Esper) Foslie

Epilithon membranaceum (Esper) Heydrich

Epífita en fondos de maërl de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, entre 3-16 metros de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año. Conceptáculos sexuales (uniporados) observados en julio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Mesophyllum Lemoine

Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine

Lithothamnion lichenoides (Ellis) Foslie

Tenarea lichenoides (Ellis) Kuntze

Epífita y sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas, hasta 25 m de profundidad. Recolectada todo el año. Conceptáculos uniporados y multiporados observados todo el año.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Gigartinales

Calosiphonaceae

Calosiphonia P.L. Crouan & H.M. Crouan

Calosiphonia vermicularis (J. Agardh) F. Schmitz

Fig. 29

Calosiphonia finisterrae P.L. Crouan & H.M. Crouan

Halymenia floresii var. *angusta* C. Agardh

Nemastoma vermiculare J. Agardh

Registrada sobre cascajo únicamente en dos fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Vigo, entre 10-14 m de profundidad, durante los meses de junio y julio.

El material recolectado consiste en varios especímenes de 4-6 cm de longitud, de textura flácida y gelatinosa, compuestos por ejes cilíndricos o comprimidos (hasta 500 µm) ramificados irregularmente. Internamente, destaca un eje central de células axiales de 36-40 µm de longitud y 13-18 µm de diámetro, del cual surgen verticilos de 4 ramas compuestos por células que disminuyen de tamaño hacia la parte apical (de 31 x 13 µm a 9 x 3-7 µm). En vista superficial, células corticales isodiamétricas de 3-7 µm de diámetro. Cistocarpos maduros prominentes, de hasta 75 µm de diámetro y compuestos por carposporocistes de 17-20 µm de diámetro. A pesar de que ser monoica (Dixon & Irvine 1977), en el material gallego sólo se han observado estructuras reproductoras femeninas.

El material estudiado coincide con las descripciones de Crouan & Crouan (1852), Dixon & Irvine (1977) y Bercibar *et al.* (2009). De acuerdo con Dixon & Irvine (1977) e Irvine (1983), *Calosiphonia vermicularis* se diferencia de otras especies semejantes por presentar ramas de crecimiento determinado patentes, relativamente cortas y mucho más ramificadas, generalmente con una rama por cada célula (en *Dudresnaya verticilla* son más largas y presentan una ramificación más espaciada cada 3-7 células), por presentar cistocarpos abultados y prominentes en un solo plano del talo (en *Naccaria wiggii* y *Atractophora hypnoides* los cistocarpos se desarrollan a lo ancho de todo el eje), y por la consistencia del talo y dimensiones de las células corticales en vista superficial (el talo de *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael es cilíndrico, menos consistente y presenta células corticales mayores, 8-13 µm de diámetro).

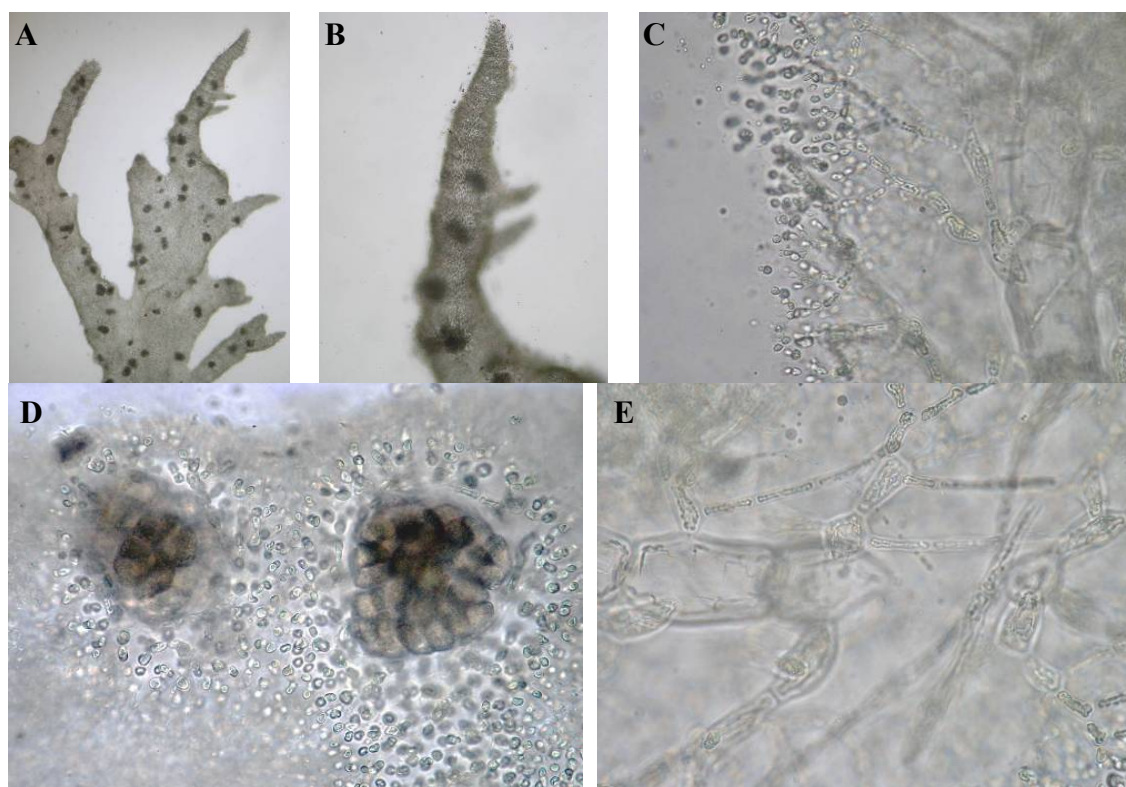


Figura 29. *Calosiphonia vermicularis*. A. Aspecto general del espécimen con ramificación irregular portando cistocarpos. B. Detalle de una rama con cistocarpos maduros prominentes. C. Verticilo de ramas a su vez ramificadas compuestas por células de tamaño decreciente hacia la parte apical. D. Cistocarpos maduros prominentes. E. Inserción del verticilo de ramas en el eje principal. A-E. Isla Noro (Ría de Arousa, - 10 m).

Esta especie se conoce en regiones atlánticas como la Bretaña francesa e Islas Británicas (Crouan & Crouan 1852, Sauvageau 1899, Dixon & Irvine 1977) y, recientemente, en la costa de Portugal (Berecibar *et al.* 2009). El hallazgo en Galicia representa el primer registro en el noroeste de la Península Ibérica, cubriendo así el vacío corológico existente entre la Bretaña francesa y el sur de Portugal. En la costa mediterránea peninsular fue citada por Seoane-Camba (1969). En cuanto a la flora asociada a fondos de maërl, esta especie constituye novedad para Galicia, y también para el resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

Cruoriaceae

Cruoria Fries

Cruoria cruoriaeformis (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Denizot

Fig. 30

Cruoria purpurea P.L. Crouan & H.M. Crouan

Cruoria rosea var. *purpurea* (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Batters

Registrada sobre maërl y escasamente sobre cascajo y guijarros en fondos de maërl y cascajo mixtos con guijarros de la Ría de Ferrol y Rías Baixas hasta 26 m de profundidad. En la mayoría de las localidades estudiadas aparece generalmente sobre maërl vivo. Recolectada a lo largo de todo el año, con porcentajes de cobertura relativamente altos (hasta un 30%) en diferentes épocas del año, es considerada uno de los elementos perennes más relevantes de la flora

asociada a fondos de maërl de Galicia (Peña & Bárbara 2008b, 2010b) así como de los fondos atlánticos europeos (Birkett *et al.* 1998, Hall-Spencer *et al.* 2008b). Gametófitos y tetrasporófitos fértiles también observados de todo el año. Una descripción más detallada acerca de esta especie en Galicia aparece recogido en Peña & Bárbara (2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Citada anteriormente asociada a fondos de maërl de casi todas las rías gallegas (Miranda 1934, Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2004, BIOMAERL Team 1999, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), excepto para la Ría de Ferrol. El registro en la Ría de Arousa constituyó segunda cita provincial para A Coruña (Bárbara *et al.* 2006a). También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

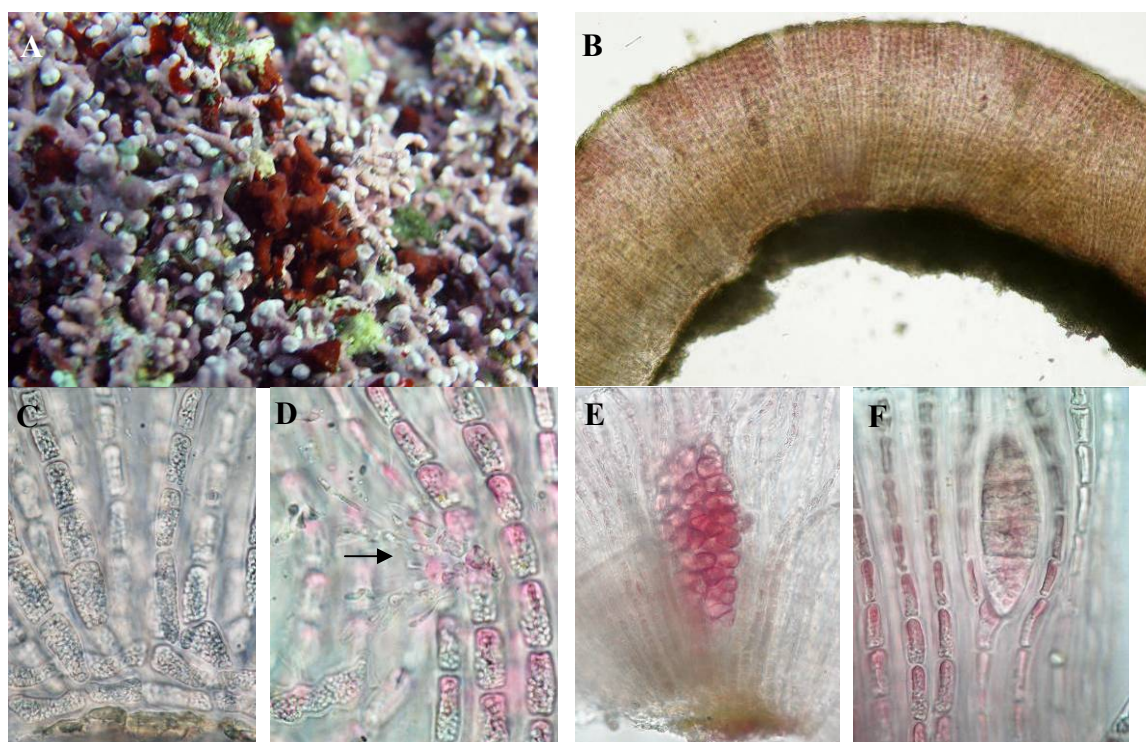


Figura 30. *Cruxia cruxiaeformis*. A. Especimen creciendo sobre maërl. B. Sección transversal del talo. C. Sección transversal mostrando un estrato basal a partir del cual surgen filamentos erectos. D. Ramas de espermatocistes (flecha) laterales a filamentos vegetativos. E. Gonimocarpo elíptico entre filamentos vegetativos. F. Tetrasporociste zonado, dispuesto lateralmente sobre los filamentos erquidos. A: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m); B: Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -11 m); C y F: Islas Cíes (Ría de Vigo, -12 m); D: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m); E: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Cystocloniaceae

Calliblepharis Kützing

Calliblepharis ciliata (Hudson) Kützing
Fucus ciliatus Hudson

Fig. 31

Registrada como epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada a lo largo de todo el año con moderada cobertura, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta

un 50%) así como los individuos de mayor tamaño (hasta 40 cm) de mayo a septiembre. Cistocarpos observados en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960, Niell 1970), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Calliblepharis jubata (Goodenough & Woodward) Kützting

Fig. 31

Calliblepharis jubata Batters *pro parte*

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 26 m de profundidad. Recolectada durante todo el año con moderada cobertura, presentó los mayores porcentajes de cobertura (35-50%) así como los individuos de mayor tamaño (hasta 20 cm) de febrero a septiembre. Tetrasporocistes observados en febrero y mayo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Vigo (Seoane-Camba 1960), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.



Figura 31. A. *Calliblepharis ciliata*. Ejemplar en un fondo de maërl. **B-C. *C. jubata*.** Ejemplares en fondos de maërl. A: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m); B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Rhodophyllis Kützting

Rhodophyllis divaricata (Stackhouse) Papenfuss

Fig. 32

Rhodophyllis bifida Kützting

Rhodophyllis appendiculata J. Agardh

Registrada epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada a lo largo de todo el año. Cistocarpos observados en febrero, abril, junio, septiembre y noviembre, y tetrasporocistes en abril, junio, septiembre y noviembre.

Rhodophyllis divaricata se puede confundir morfológicamente con otras especies laminares de algas rojas, pero en sección transversal presenta una médula filamentosa poco desarrollada y 1-2 capas de grandes células corticales. Los cistocarpos, que se desarrollan por toda la lámina, son prominentes y esféricos mientras que los tetrasporocistes (con división zonada) suelen estar localizados en las partes más jóvenes o en proliferaciones de la lámina (Dixon & Irvine 1977).

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de

maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 32. *Rhodophyllis divaricata*. A. Detalle de un espécimen con ramificación dicótoma a irregular. B. Sección transversal de la lámina con una capa de células corticales y una región medular escasamente desarrollada. A-B: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m).

Furcellariaceae

Halarachnion Kützinger

Halarachnion ligulatum (Woodward) Kützinger

Fig. 33

Cruoria rosea (P.L. Crouan & H.M. Crouan) P. & H. Crouan *stadium*

Gametófito laminar (*Halarachnion ligulatum*) recolectado sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 3-18 m, de marzo a junio. Esporófito de morfología costrosa (*Cruoria rosea*) recolectado sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-20 m, en varias épocas del año, con tetrasporocistes en enero, junio y noviembre. El gametófito también se encontró como epífito del esporófito. Una descripción más detallada del esporófito en los fondos de maërl y cascajo de Galicia se presente en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

El gametófito (*Halarachnion ligulatum*) fue citado anteriormente asociado al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (BIOMAERL Team 1999), mientras que el esporófito (*Cruoria rosea*) fue registrado en las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Bárbara *et al.* 2004). Ambas fases constituyen novedad para la flora asociada de fondos de maërl del resto de ría, y para los fondos de cascajo gallegos. La fase gametofítica también está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea; en cambio, la fase esporofítica sólo aparece registrada en la costa atlántica europea.



Figura 33. *Halarachnion ligulatum*. A. Gametófito (*H. ligulatum*) sobre la fase esporofítica costrosa (*Cruoria rosea stadium*). B. Sección transversal de la lámina del gametófito. C. Sección transversal de la fase esporofítica costrosa. A y C: Islas Cíes (Ría de Vigo, -12 m); B: Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia, -11 m).

Gigartinaceae

Chondracanthus Kützinger

Chondracanthus acicularis (Roth) Fredericq

Gigartina acicularis (Roth) Lamouroux

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas, hasta 16 m de profundidad. Recolectada a lo largo de casi todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (10-20%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 6 cm) en noviembre. Cistocarpos observados en septiembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Chondracanthus teedei (Mertens ex Roth) Kützinger

Gigartina teedei (Mertens ex Roth) Lamouroux

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 3-16 m. Recolectada casi todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 20%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 20 cm) en junio. Cistocarpos observados en mayo, junio, agosto y noviembre, y tetrasporocistes en marzo y junio. La variedad *Chondracanthus teedei* var. *lusitanicus* (De Mesquita Rodrigues) Bárbara & Cremades se encontró sobre cascajo únicamente en un banco de maërl de la Ría de Arousa a 11 m de profundidad, en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea. En cambio, la variedad *C. teedei* var. *lusitanicus* es novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia, la cual no aparece citada para la costa europea atlántica y mediterránea.

Gigartina Stackhouse

Gigartina pistillata (Gmelin) Stackhouse

Registrada sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Pontevedra, en un intervalo de profundidad de 5-7 m. Consisten en dos ejemplares de escaso tamaño (3-6 cm), ambos recolectados en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada de fondos de maërl de la Ría de Pontevedra. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Hypneaceae

Hypnea Lamouroux

Hypnea musciformis (Wulfen) Lamouroux

Fig. 34

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 2-14 m. Recolectada en diferentes épocas del año, pero siempre en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada de fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

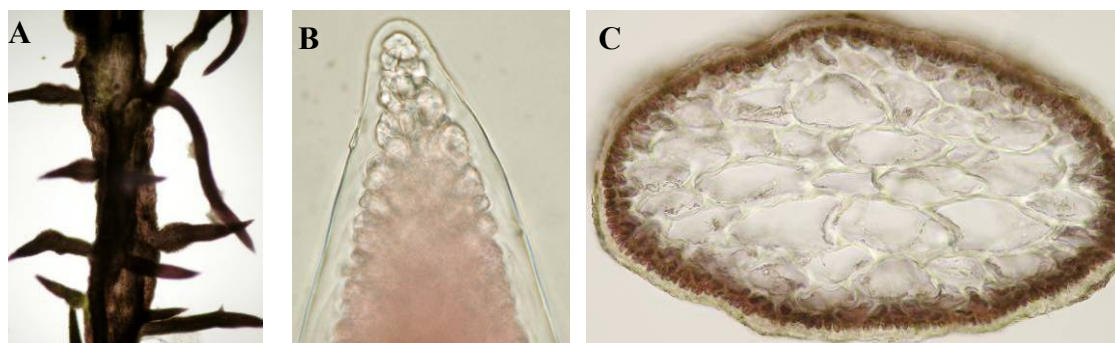


Figura 34. *Hypnea musciformis*. A. Detalle de la ramificación que presentan los ejes. B. Célula conspicua en la parte apical del eje. C. Sección transversal del eje. A: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m); B-C Ría de Arousa).

Phylloporaceae

Ahnfeltiopsis Silva & DeCew

Ahnfeltiopsis devoniensis (Greville) Silva & DeCew

Gymnogongrus devoniensis (Greville) Schotter

Registrada sobre maërl, cascajo y también sobre guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de la mayoría de las rías estudiadas hasta 16 m de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año. Cistocarpos observados en diferentes meses del año (febrero, marzo, julio y noviembre).

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Gymnogongrus Martius

Gymnogongrus crenulatus (Turner) J. Agardh

Gymnogongrus norvegicus J. Agardh, p.p. *non Fucus norvegicus* Gunnerus

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán en un intervalo de profundidad de 2-12 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Cistocarpos observados en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Gymnogongrus griffithsiae (Turner) Martius

Actinococcus aggregatus Schmitz

Recolectada sobre guijarros en fondos de maërl mixtos con guijarros de las rías de Arousa y Pontevedra en un intervalo de profundidad de 4-7 m. Recolectada en junio y julio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Phyllophora Greville

Phyllophora crispa (Hudson) Dixon

Phyllophora rubens (Goodenough & Woodward) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Pontevedra en un intervalo de profundidad de 6-11 m. Recolectada en junio, julio y noviembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Stenogramme Harvey

Stenogramme interrupta (C. Agardh) Montagne ex Harvey

Fig. 35

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 38 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año con moderada cobertura, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 60%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 9 cm) en junio y julio. Cistocarpos observados de marzo a noviembre y tetrasporocistes durante todo el año. Dado su alta cobertura a lo largo del año y su localización en casi todas las rías de estudio, se considera uno de los elementos más relevantes de la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia (Peña & Bárbara 2010b). Especímenes vegetativos y de pequeño tamaño de *Callophyllis laciniata* pueden confundirse con *Stenogramme interrupta*, por lo que aportan diferencias entre ambas especies en el apartado de *C. laciniata*.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Arousa (Bárbara *et al.* 2004) y Pontevedra (Miranda 1934), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

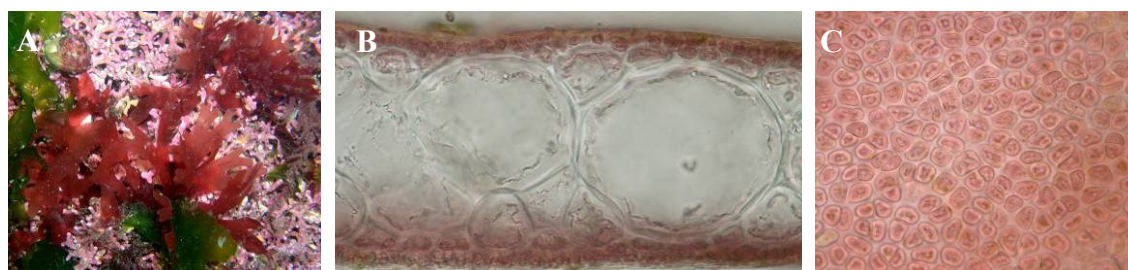


Figura 35. *Stenogramme interrupta*. A. Especímen en un fondo de maërl. B. Sección transversal mostrando células medulares grandes y otras más pequeñas intercalares. C. Vista superficial de la lámina. A: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m); B-C: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

Rhizophyllidaceae

Contarinia Zanardini

Contarinia peyssonneliaeformis Zanardini

Fig. 36

Rhizophyllis codii Feldmann

Registrada epífita de *Peyssonnelia dubyi* en tres localidades de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol y Vigo en un intervalo de profundidad de 8-14 m. Recolectada en julio y septiembre.

El hallazgo en Galicia constituye novedad corológica para el Océano Atlántico ya que hasta el momento sólo se conocía en el Mediterráneo. Una descripción más detallada acerca de esta especie en Galicia aparece recogido en Peña & Bárbara (2010a) y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

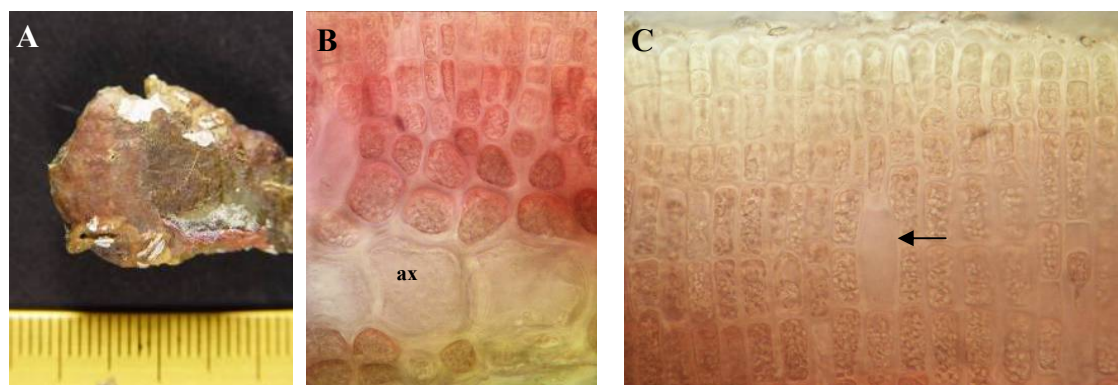


Figura 36. *Contarinia peyssonneliaeformis*. A. Ejemplar epífita de *Peyssonnelia dubyi*, la cual crece sobre un guijarro. B. Sección radial del talo mostrando un cordón de células axiales (ax), 1-2 capas de células corticales hacia la parte ventral y filamentos corticales hacia la parte dorsal. C. Sección transversal del talo con una célula glandular (flecha) entre filamentos corticales dorsales. A-C: Punta San Martín (Ría de Ferrol, -8 m).

Plocamiales

Plocamiaceae

Plocamium Lamoroux

Plocamium cartilagineum (Linnaeus) Dixon

Plocamium coccineum (Hudson) Lyngbye

Plocamium vulgare Lamoroux

Registrada epizoica, epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 41 m de profundidad. Recolectada todo el año, con porcentajes de cobertura generalmente altos (hasta 90% en junio), se considera una de las especies más abundantes y significativas asociadas a fondos de maërl y cascajo de Galicia (Peña & Bárbara 2010b). Cistocarpos observados en septiembre y tetrasporocistes en febrero, mayo, junio, agosto, septiembre y noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (Seoane-Camba 1960, BIOMAERL Team 1999), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Plocamium raphelisianum Dangeard

Registrada sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo y fondos de cascajo de las rías de Ferrol y Vigo en un intervalo de profundidad de 9-14 m. Recolectada en septiembre en estado vegetativo.

De acuerdo con Cremades *et al.* (2007), aparte de su patente iridiscencia bajo el agua, *P. raphelisianum* se caracteriza por presentar series de (2) 3 râmulas en la axila de una râmula basal ancha, corta y ligeramente extrorsa en ejes principales.

Tras el estudio de material de herbario de *P. raphelisianum* recolectados por Donze (1968) en la Ría de Arousa, Cremades *et al.* (2007), confirmaron que éstos corresponden a formas robustas de *P. cartilagineum*. Por lo tanto *P. raphelisianum* constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Esta especie de distribución meridional no aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Rhodymeniales

Champiaceae

Champia Desvaux

Champia parvula (C. Agardh) Harvey
Champia intricata (Clemente) Cremades

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 20 m de profundidad. Recolectada casi todo el año. Los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 10%) fueron detectados en mayo y septiembre, y los especímenes de mayor tamaño (hasta 15 cm) en marzo y junio. Cistocarpos observados en febrero, junio y septiembre, y tetrasporocistes en marzo, mayo y junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Chylocladia Greville

Chylocladia verticillata (Lightfoot) Bliding
Chylocladia kaliformis (Goodenough & Woodward) Greville *in* Hooker

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 3-11 m. Recolectada en febrero y de abril a julio. Tetrasporocistes observados en junio y julio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968) constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Gastroclonium Kützing

Gastroclonium ovatum (Hudson) Papenfuss

Chylocladia ovata (Hudson) Batters

Gastroclonium ovale (Hudson) Kützing

Registrada epífita y sobre maërl en fondos de maërl y de cascajo de la Ría de Arousa a 8 m de profundidad. Recolectada en junio y noviembre.

Esta especie ya había sido citada anteriormente en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), por lo que es novedad para los fondos de cascajo de esta misma ría. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Gastroclonium reflexum (Chauvin) Kützing

Chylocladia reflexa (Chauvin) Zanardini

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Tetrasporocistes observados en septiembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Faucheaceae

Gloiocladia J. Agardh

Gloiocladia repens (C. Agardh) Sánchez & Rodríguez-Prieto

Fauche repens (C. Agardh) Montagne & Bory de Saint-Vincent *in* Montagne

Registrada sobre cascajo y guijarros únicamente en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de la Ría de Ferrol en un intervalo de profundidad de 13-18 m. Recolectada en septiembre con cistocarpos.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Lomentariaceae

Lomentaria Lyngbye

Lomentaria articulata (Hudson) Lyngbye

Recolectada epífita únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 3 m de profundidad, en mayo y en estado vegetativo.

Muy escasa en el presente estudio, pero citada en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Vigo (Seoane-Camba 1960), y también Arousa (Donze 1968). También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon

Chylocladia clavellosa (Turner) Areschoug

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 3-20 m. Recolectada casi todo el año. Cistocarpos observados en junio y septiembre, y tetrasporocistes en febrero, abril, junio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Lomentaria hakodatensis Yendo

Registrada sobre cascajo únicamente en fondos de cascajo de la Ría de Arousa en un intervalo de profundidad de 3-5 m. Recolectada en febrero en estado vegetativo.

Especie alóctona de origen pacífico, sólo se ha detectado asociada a fondos de cascajo, no de maërl. No aparece citada para los fondos de maërl de Galicia ni tampoco para los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Rhodymeniaceae

Cordylecladia J. Agardh

Cordylecladia erecta (Greville) J. Agardh

Gracilaria erecta (Greville) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 5-14 m. Recolectada en febrero, junio y julio. Cistocarpos observados en febrero.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Chrysomenia J. Agardh

Chrysomenia wrightii (Harvey) Yamada

Halosaccion wrightii Harvey

Registrada sobre roca y gujarros en fondos mixtos de cascajo, roca y fango en la Ría de Arousa en un intervalo de profundidad de 9-14 m durante los meses de septiembre y octubre. Cistocarpos y tetrasporocistes observados en octubre.

Especie alóctona de reciente introducción, procedente la costa noroeste del Pacífico que constituyó novedad para las costas atlánticas europeas (Bárbara *et al.* 2008). Hasta el momento aparece restringida a la Ría de Arousa, en concreto a 4 localidades. Un estudio detallado sobre la especie y la procedencia de las poblaciones gallegas se presenta en una de las publicaciones adjuntas a la presente tesis doctoral (Bárbara *et al.* 2008).

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de cascajo de Galicia y Europa, y podría suponer una futura amenaza si se comporta como especie invasora.

Rhodymenia Greville

Rhodymenia pseudopalmata (Lamouroux) Silva

Rhodymenia palmetta (Lamouroux) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Ferrol, Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-11 m. Recolectada en marzo, mayo, junio y agosto en estado vegetativo.

Citada previamente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004), Pontevedra (Miranda 1934), y Vigo (Seoane-Camba 1960) constituye novedad para la Ría de Ferrol, y para los fondos de cascajo gallegos. También se conoce en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ceramiales

Ceramiaceae

Antithamnion Nägeli

Antithamnion cruciatum (C. Agardh) Nägeli

Callithamnion cruciatum C. Agardh

Registrada como epífita, sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año, pero siempre estéril.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Antithamnion villosum (Kützinger) Athanasiadis

Fig. 37

Callithamnion cruciatum var. *villosum* Kützinger

Registrada como epífita, epizoica y también sobre maërl y cascajo, en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-14 m. Recolectada en junio, julio y septiembre, con tetrasporocistes en septiembre.

Los registros de las rías de Arousa y Pontevedra constituyen primera y segunda citas provinciales para A Coruña y Pontevedra, respectivamente (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie es, además, novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

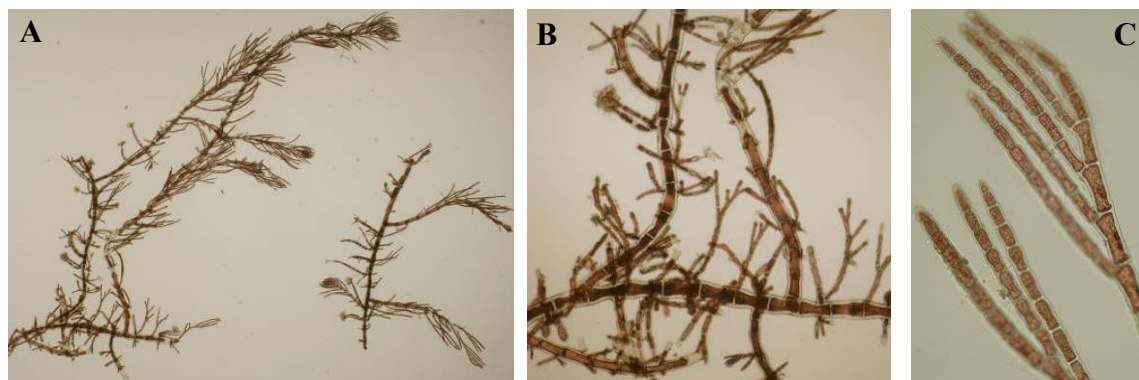


Figura 37. *Antithamnion villosum*. A-B. Ejemplares formados por un eje postrado del cuales parten ejes erectos. C. Ejes erectos con ramificación secundaria, células glandulares ausentes. A-C: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

***Antithamnionella* Lyle**

***Antithamnionella spirographidis* (Schiffner) Wollaston**

Antithamnion spirographidis Schiffner

Registrada como epífita, epizoica y también sobre maërl y cascajo, en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 6-23 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Tetrasporocistes observados en febrero, junio y septiembre.

Esta especie alóctona, registrada en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) y Arousa (Bárbara *et al.* 2004), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

***Antithamnionella ternifolia* (Hooker & Harvey) Lyle**

Callithamnion ternifolia Hooker & Harvey

Registrada como epífita y sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 21 m de profundidad. Recolectada durante casi todo el año, especialmente en junio y agosto. Tetrasporocistes observados en junio y septiembre.

Especie alóctona previamente citada asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Pontevedra (Hamel 1928), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica.

***Bornetia* Thuret**

***Bornetia secundiflora* (J. Agardh) Thuret**

Griffithsia secundiflora J. Agardh

Recolectada sobre maërl únicamente en fondos de maërl de la Ría de Arousa en un intervalo de profundidad de 2-8 m, en noviembre.

Consituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ceramium Roth

Ceramium callipterum Feldmann-Mazoyer

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 8-18 m. Recolectada en febrero, mayo, junio y septiembre, pero siempre estéril.

Esta especie de distribución meridional constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ceramium ciliatum (Ellis) Ducluzeau

Conferva ciliata Ellis

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-13 m. Recolectada en junio, septiembre y noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968) constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica.

Ceramium cimbricum H.E. Petersen

Fig. 38

Registrada epífita y sobre maërl en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Viveiro y Arousa en un intervalo de profundidad de 7-11 m. Recolectada en enero, mayo y septiembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

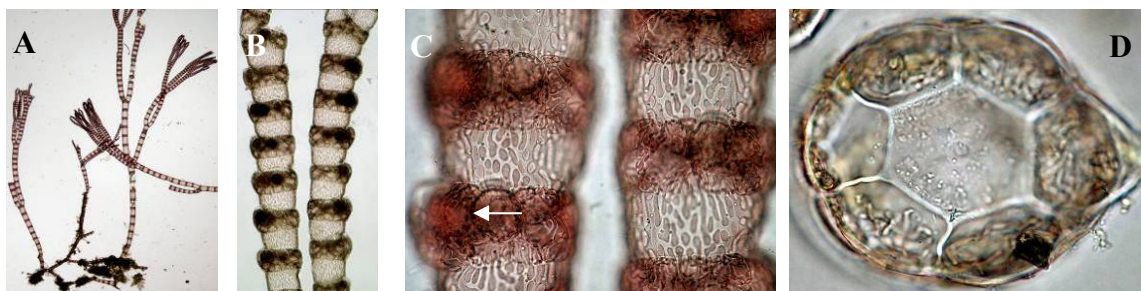


Figura 38. *Ceramium cimbricum*. A. Especímenes con ramificación dicotómica y ápices rectos a ligeramente curvados. B. Ejes con corticación a bandas. C. Tetrasporocistes (flecha) dispuestos en verticilo en los nudos y cubiertos parcialmente por la corticación. D. Sección transversal del eje con 6 células periaxiales. A-D: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m).

Ceramium echionotum J. Agardh

Ceramium echionotum var. *mediterraneum* Mazoyer

Registrada epífita y sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de la mayoría de rías estudiadas hasta 24 m de profundidad. Recolectada casi todo el año. Tetrasporocistes observados en junio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968) constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Ceramium secundatum Lyngbye

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de la mayoría de rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Los mayores porcentajes de cobertura (20-30%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 10 cm) fueron registrados en junio. Gonimoblastos y tetrasporocistes observados de junio a septiembre.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ceramium tenuicorne (Kützting) Waern

Ceramium strictum sensu Harvey

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de la mayoría de rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 3-13 m. Recolectada de junio a septiembre. Tetrasporocistes observados en septiembre.

El registro de la Ría de Pontevedra representa la segunda cita provincial (Bárbara *et al.* 2006a). Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea.

Gayliella Cho, McIvor & Boo

Gayliella flaccida (Harvey ex Kützting) Cho & McIvor

Ceramium flaccidum (Harvey ex Kützting) Ardissonne

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 25 m. Recolectada estéril todo el año, pero con mayores porcentajes de cobertura (hasta un 10%) de mayo a septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Microcladia Greville

Microcladia glandulosa (Solander ex Turner) Greville

Fig. 39

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada casi todo el año, pero estéril. Algunos ejemplares recolectados en la Ría de Arousa en julio de 2006 presentaban malformaciones o agallas (Fig. 39C).

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

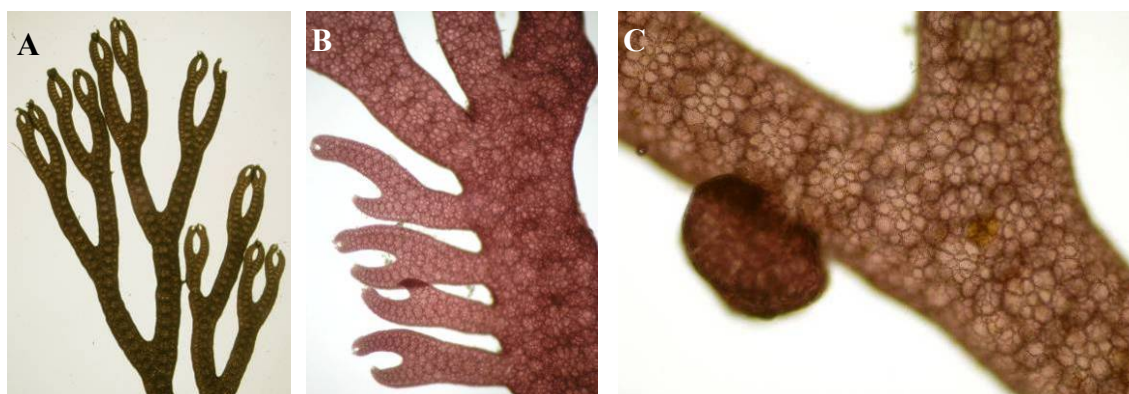


Figura 39. *Microcladia glandulosa*. A. Ejes con ramificación dicotómica. B. Rámulas adventicias. C. Agalla sobre un eje principal. A-C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Pterothamnion Nägeli

Pterothamnion crispum (Ducluzeau) Nägeli
Platythamnion crispum (Ducluzeau) J. Feldmann
Antithamnion plumula var. *crispum* (Ducluzeau) Hauck

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-18 m. Recolectado en diferentes épocas del año. Tetrasporocistes observados en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pterothamnion plumula (Ellis) Nägeli

Registrada epífita, epizoica y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada a lo largo de todo el año. Espermatocistes observados en septiembre, gonimoblastos en febrero, abril, junio, julio y septiembre, y tetrasporocistes en abril-septiembre y noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) y Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Callithamniaceae

Aglaothamnion Feldmann-Mazoyer

Aglaothamnion bipinnatum (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Mazoyer

Callithamnion bipinnatum P.L. Crouan & H.M. Crouan

Registrada como epífita, sobre maërl y sobre cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-21 m. Recolectada en diferentes meses del año. Tetrasporocistes observados en junio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Aglaothamnion feldmanniae L'Hardy-Halos

Fig. 40

Registrada como epífita, sobre maërl y sobre cascajo, asociada a fondos de maërl y de cascajo de la ría de Vigo en un intervalo de profundidad de 5-23 m. Recolectada en septiembre.

Su presente hallazgo en la Ría de Vigo y también en la Ría de A Coruña representó novedad para Galicia (Bárbara *et al.* 2009a) ya que las citas más cercanas limitaban al Cantábrico. Esta especie es además novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia y no aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Aglaothamnion hookeri (Dillwyn) Maggs & Hommersand

Aglaothamnion scopulorum (C. Agardh) Feldmann-Mazoyer

Registrada como epífita, sobre maërl y sobre cascajo, en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 4-17 m. Recolectada en diferentes meses del año. Tetrasporocistes observados en septiembre.

Citada previamente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) y Arousa (Donze 1968), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

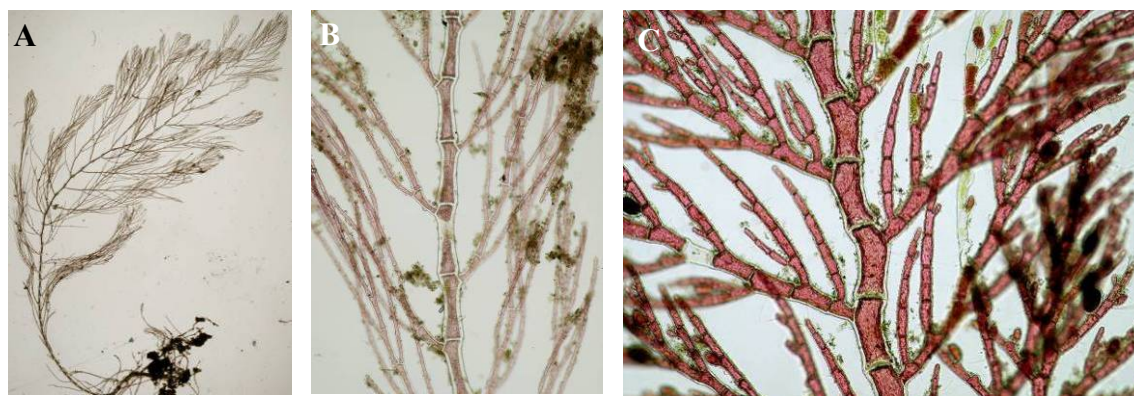


Figura 40. A-B. *Aglaothamnion feldmanniae*. A. Eje principal con ramificación alterna. B. Ramas alternas portando células basales con ramificación abaxial. **C. *A. tripinnatum*.** Ramas alternas con ramificación adaxial consecutiva en la primera y segunda células. A: Caleta Area Longa (Ría de Vigo, -6 m); B: Punta Arroás (Ría de Vigo, -9 m); C: Baliza Tofiño (Ría de Vigo, -11 m).

Aglaothamnion pseudobyssoides (P.L. Crouan & H.M. Crouan) L'Hardy-Halos
Callithamnion pseudobyssoides P.L. Crouan & H.M. Crouan

Fig. 41

Registrada como epífita, sobre maërl, cascajo y también sobre guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las Rías Baixas hasta 14 m de profundidad. Recolectada en diferentes meses del año. Espermatozoides y gonimoblastos observados en febrero y septiembre, y tetrasporocistes en junio.

El registro de la Ría de Vigo constituyó primera cita para la provincia de Pontevedra (Bárbara *et al.* 2005b). Esta especie, citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), es además novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

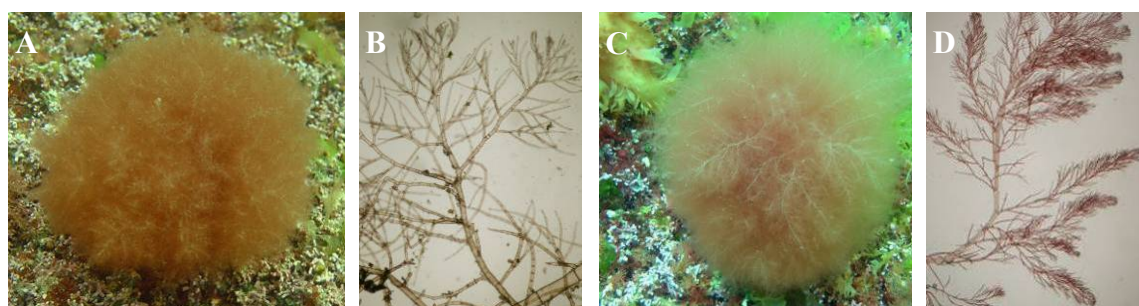


Figura 41. A-B. *Aglaothamnion pseudobyssoides*. A. Espécimen sobre maërl. B. Eje principal (<75 µm de diámetro) con ramificación en espiral e irregular y ramas envolviendo los ápices. **C-D. *A. tenuissimum*.** C. Espécimen sobre maërl. D. Eje principal (>75 µm de diámetro) con ramificación en espiral e irregular con ramas envolviendo los ápices. A-D: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Aglaothamnion tenuissimum (Bonnemaizon) Feldmann-Mazoyer
Callithamnion byssoides Arnott ex Harvey

Fig. 41

Registrada como epífita, sobre maërl, cascajo y también sobre guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de la mayoría de rías estudiadas hasta 23 m de profundidad. Recolectada casi todo el año, especialmente abundante en marzo, mayo y junio. Espermatozoides y gonimoblastos observados en febrero, y tetrasporocistes (tetrasporocistes y bisporeocistes) en junio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Pontevedra (Miranda 1934), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Aglaothamnion tripinnatum (C. Agardh) Mazoyer
Callithamnion tripinnatum C. Agardh

Fig. 40

Registrada como epífita y también sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 11-20 m. Recolectada únicamente en mayo y junio con tetrasporocistes.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 1996, 2004), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Callithamnion Lyngbye

Callithamnion corymbosum (Smith) Lyngbye

Conferva corymbosa Smith in Smith & Sowerby

Registrada como epífita y también sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 8-13 m. Recolectada en junio y septiembre. Espermatocistes observados en junio y septiembre, y gonimoblastos en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Vigo (BIOMAERL Team 1999), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Pontevedra. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Callithamnion tetragonum (Withering) Gray

Conferva tetragona Withering

Registrada como epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de todas las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 2-19 m. Recolectada en diferentes meses del año. Gonimoblastos observados en junio y septiembre, y tetrasporocistes en febrero, junio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Callithamnion tetricum (Dillwyn) S.F. Gray

Conferva tetrica Dillwyn

Recolectada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 3 m de profundidad, en febrero.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Crouania J. Agardh

Crouania attenuata (C. Agardh) J. Agardh

Crouania attenuata f. *bispora* (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Hauck

Crouania attenuata var. *major* Ercegovic

Registrada sobre cascajo únicamente en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Pontevedra a 14 m de profundidad, en junio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en los fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Wrangeliaceae

Anotrichium Nägeli

Anotrichium furcellatum (J. Agardh) Baldock

Fig. 42

Neomonospora furcellata (J. Agardh) Feldmann-Mazoyer & Meslin

Registrada como epífita, epizoica, sobre maërl, cascajo y también sobre guijarros, asociada a fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-34 m. Recolectada durante casi todas las épocas del año, pero siempre estéril.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 42. *Anotrichium furcellatum*. A. Espécimen creciendo sobre tubo de poliqueto *Chaetopterus variopedatus* (Renier, 1804). B-C. Ramas superiores y ramificación dicotómica. A-C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Compsothamnion (Nägeli) F. Schmitz

Compsothamnion thuyoides (Smith) Nägeli

Callithamnion thuyoides (Smith) C. Agardh

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 3-26 m. Recolectada casi todo el año. Tetrasporocistes observados en enero, febrero y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Bárbara *et al.* 2004) y Pontevedra (Hamel 1928), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Griffithsia C. Agardh

Griffithsia schousboei Montagne

Registrada epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada casi todo el año. Espermatozoides observados en septiembre, gonimoblastos en abril y junio y tetrasporocistes en marzo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Halurus Kützing

Halurus flosculosus (Ellis) Maggs & Hommersand

Griffithsia flosculosa (Ellis) Batters

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 26 m de profundidad. Recolectada todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 20%) en mayo, julio y septiembre. Gonimoblastos observados en marzo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Monosporus Solier

Monosporus pedicellatus (Smith) Solier

Corynospora pedicellata (Smith) J. Agardh

Monospora pedicellata (Smith) J. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-15 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Propágulos observados en agosto y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada en fondos de maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pleonosporium Nägeli *nom. cons.*

Pleonosporium borreri (Smith) Nägeli ex Hauck

Callithamnion borreri (Smith) C. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 3-23 m. Recolectada a lo largo de casi todo el año. Polisporocistes observados en abril.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Pleonosporium flexuosum (C. Agardh) Bornet

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ptilothamnion Thuret

Ptilothamnion sphaericum (P.L. Crouan & H.M. Crouan ex J. Agardh) Maggs & Hommersand
Fig. 43

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 28 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año. Polisporocistes observados en junio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 43. *Ptilothamnion sphaericum*. A. Eje postrado del cual parten ejes erectos compuestos por células cortas y ligeramente abarilladas. B-C. Eje postrado con rizoide unicelular en posición media aproximadamente. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); C: Faro Piedra Seca (Ría de Arousa, -14 m).

Ptilothamnion sphaericum, citada por primera vez en la Península Ibérica por Bárbara *et al.* (2001), es particularmente abundante en comunidades rocoso-arenosas de costas moderadamente expuestas (Díaz & Bárbara 2005). Por su morfología consistente en ejes postrados y ejes erectos, es similar a *Spermothamnion repens* y *Tiffaniella capitata*, ambas presentes en maërl y cascajo. Con objeto de contribuir a la identificación de las mismas, se presenta la siguiente tabla comparativa.

Tabla 5. Principales diferencias entre *Ptilothamnion sphaericum*, *Spermothamnion repens* y *Tiffaniella capitata*. Referencias: 1: Maggs & Hommersand (1993), 2: Bárbara *et al.* (2001), 3: Díaz & Bárbara (2005); 4: Bárbara *et al.* (1992).

	<i>P. sphaericum</i> ¹⁻³	<i>S. repens</i> ¹	<i>T. capitata</i> ⁴
Posición del rizoide unicelular en células del eje postrado	Parte media.	Parte posterior.	Parte posterior a parte media. Presencia ocasional de célula isodiamétrica entre rizoide y célula de eje postrado.
Ramificación de ejes erectos	Irregular, secunda a alterna.	Opuesta a verticilada	Pseudodicótoma a secunda
Diámetro ejes erectos (µm)	60-90	30-40	(30-) 40-50 (-80)
Morfología de células de eje erecto	Cilíndricas a abarilladas, 0.7-3 veces más largas que anchas.	Cilíndricas, 1.5-6 veces más largas que anchas.	Cilíndricas, 4-10 veces más largas que anchas.

Spermothamnion Areschoug

Spermothamnion repens (Dillwyn) Rosenvinge

Registrada epífita y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-28 m. Recolectada a lo largo de todo el año. Gonimoblastos y tetrasporocistes observados de mayo a julio y septiembre.

Dada su similitud con *Ptilothamnion sphaericum* y *Tiffaniella capitata*, se aporta un breve cuadro comparativo entre ambas especies en el apartado de *P. sphaericum*.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Sphondylothamnion Nägeli

Sphondylothamnion multifidum (Hudson) Nägeli

Wrangelia multifida J. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-41 m. Recolectada todo el año, pero siempre estéril.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Tiffaniella Doty & Meñez

Tiffaniella capitata (Schousboe ex Bornet) Doty & Meñez

Spermothamnion capitatum Bornet ex Thuret

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 3-20 m. Recolectada de abril a septiembre y en diciembre. Espermatocistes observados en septiembre.

Dada su similitud con *Ptilothamnion sphaericum* y *Spermothamnion repens*, se aporta una tabla comparativa entre ambas especies en el apartado de *P. sphaericum*.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1996, 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Spyridiaceae

Spyridia Harvey

Spyridia griffithsiana (Smith) Zuccarello, Prud'homme van Reine & Stegenga

Fig. 44

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo hasta 20 m de profundidad. Recolectada todo el año, pero siempre estéril. Presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 30%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 10 cm) durante el verano.

En la última revisión del género *Spyridia* (Zuccarello *et al.* 2004), se llegó a la conclusión de que las poblaciones atlánticas europeas corresponden a *S. griffithsiana* y no a *S. filamentosa*. Morfológicamente, *Spyridia griffithsiana* se diferencia de *S. filamentosa* por presentar células axiales basales de las ramas determinadas más pequeñas que las distales (con tamaño similar en *S. filamentosa*), y por la ausencia en estas células axiales basales de un anillo de células corticales o con un tamaño muy reducido (en *S. filamentosa* todas las células axiales portan un anillo de células corticales con las mismas dimensiones a lo largo de la rama).

El material procedente de dos fondos de maërl de la Ría de Arousa representó segunda cita provincial para A Coruña (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea (como *S. filamentosa*, Cabioc'h 1969, Birkett *et al.* 1998).

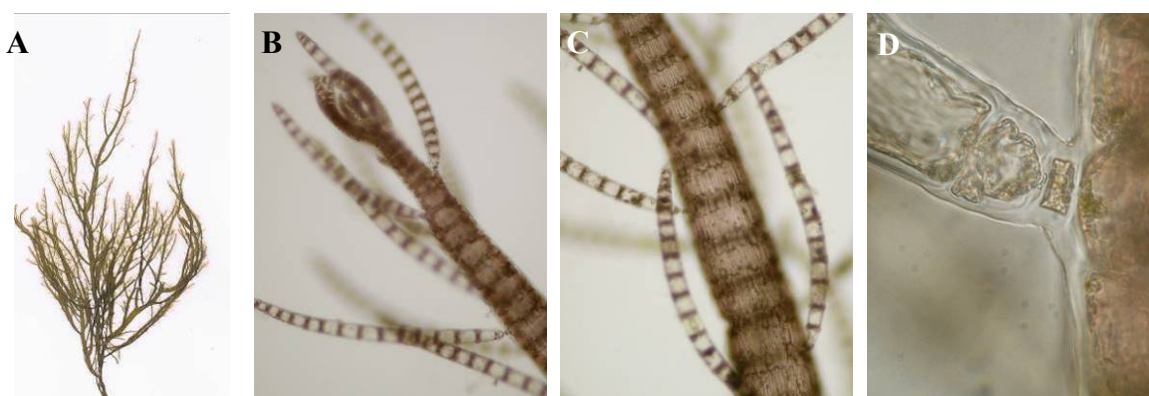


Figura 44. *Spyridia griffithsiana*. A. Hábito. B. Detalle del ápice. C. Eje principal corticado y con ramificación en espiral. D. Rama determinada portando célula axial basal pequeña desprovista de corticación. A-D: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Dasyaceae

Dasya C. Agardh

Dasya hutchinsiae Harvey

Dasya arbuscula sensu Harvey

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 4-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Espermatozoides observados en septiembre, y tetrasporocistes en septiembre y diciembre. Una descripción de esta especie en Galicia se encuentra en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2006b).

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Dasya ocellata (Grateloup) Harvey

Dasya simpliciuscula C. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-14 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Una descripción de esta especie en Galicia se ha incluido en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2006b).

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Dasya sessilis Yamada

Registrada epífita, epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 30%) durante junio, septiembre y noviembre. Espermatocistes y cistocarpos observados en verano y tetrasporocistes en febrero, junio, septiembre y noviembre. Se trata de una especie alóctona que ha pasado desapercibida desde el año 1989, por confusión con otras especies de la familia *Dasyaceae*. En una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2006b) se presenta un estudio detallado sobre esta especie y su comparación con otras de la familia *Dasyaceae*.

Citada previamente asociada al maërl de la Ría de Arousa como *Dasya punicea* (Zanardini) Meneghini ex Zanardini (Bárbara *et al.* 2004), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Heterosiphonia Montagne

Heterosiphonia japonica Yendo

Fig. 45

Registrada epífita, epizoica y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 38 m de profundidad. Recolectada todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 80%) de marzo a septiembre. Espermatocistes observados en mayo y cistocarpos de abril a julio, tetrasporocistes de marzo a septiembre. En Bárbara *et al.* (2009b) se encuentra información sobre las estructuras sexuales en poblaciones naturales de las costas europeas (Galicia y Holanda), las cuales sólo se habían observado mediante cultivo.

En la última revisión de esta especie en las costas europeas (publicación anexa a la presente tesis doctoral, Sjøtun *et al.* 2008), los primeros registros de *Heterosiphonia japonica* se remontan a 1984 en la Bretaña francesa y 1988 en Galicia (citada como *Dasysiphonia* sp. por Bárbara *et al.* 2003). En la actualidad, su rango de distribución abarca gran parte de las costas europeas, tanto atlánticas como mediterráneas. Según Sjøtun *et al.* (2008), el éxito de su expansión se debe vectores de introducción tales como la acuicultura (importación de ostra entre regiones europeas) y su alta supervivencia en el agua de lastre de embarcaciones. En los fondos de maërl y cascajo de Galicia, *H. japonica* puede encontrarse junto con otra especie alóctona (*Dasya*

sessilis). Datos comparativos entre ambas especies se encuentran en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2006b).

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

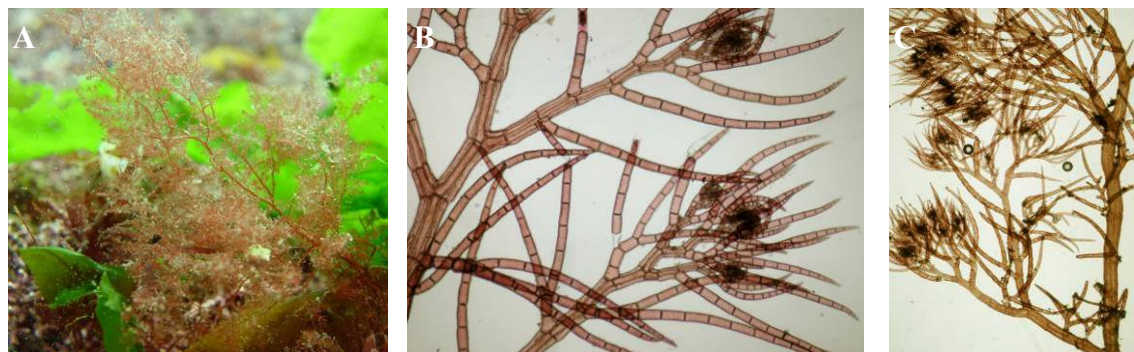


Figura 45. *Heterosiphonia japonica*. A. Ejemplar en un banco de maërl. B-C. Detalle de la ramificación de los ejes y ápices. A,C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); B: Cabo Cruz (Ría de Arousa, -9 m).

Heterosiphonia plumosa (Ellis) Batters

Heterosiphonia coccinea (Hudson) Falkenberg

Dasya coccinea (Hudson) Areschoug

Registrada epizoica y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-25 m. Recolectada de todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 10%) en marzo, junio y agosto. Espermatocistes y cistocarpos observados en marzo y junio, tetrasporocistes en diferentes épocas del año.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Delesseriaceae

Acrosorium Zanardini ex Kützting

Acrosorium ciliolatum (Harvey) Kylin

Acrosorium venulosum (Zanardini) Kylin

Registrada como epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías de estudio en un intervalo de profundidad de 2-34 m. Recolectada durante casi todo el año. Los mayores porcentajes de cobertura (10-20%) así como individuos de mayor tamaño (hasta 8 cm) fueron registradas en los meses de verano. Tetrasporocistes observados en mayo, junio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004), consituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Apoglossum J. Agardh

Apoglossum ruscifolium (Turner) J. Agardh

Delesseria ruscifolia (Turner) Lamouroux

Registrada como epífita y sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 26 m de profundidad. Recolectada de marzo a diciembre, fue particularmente abundante en marzo. Cistocarpos observados todo el año y tetrasporocistes en julio, septiembre y noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Cryptopleura Kützting

Cryptopleura ramosa (Hudson) Kylin ex Newton

Cryptopleura lacerata (Gmelin) Kützting

Acrosorium reptans (Crouan) Kylin

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada a lo largo de todo el año con porcentaje de cobertura elevados (hasta un 40%) en primavera y verano. Cistocarpos observados en mayo y junio, y tetrasporocistes de enero a julio y en noviembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Arousa (Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (Seoane-Camba 1960, BIOMAERL Team 1999), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Drachiella Ernst & J. Feldmann

Drachiella spectabilis Ernst & J. Feldmann

Fig. 46

Registrada sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1996, 2004), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

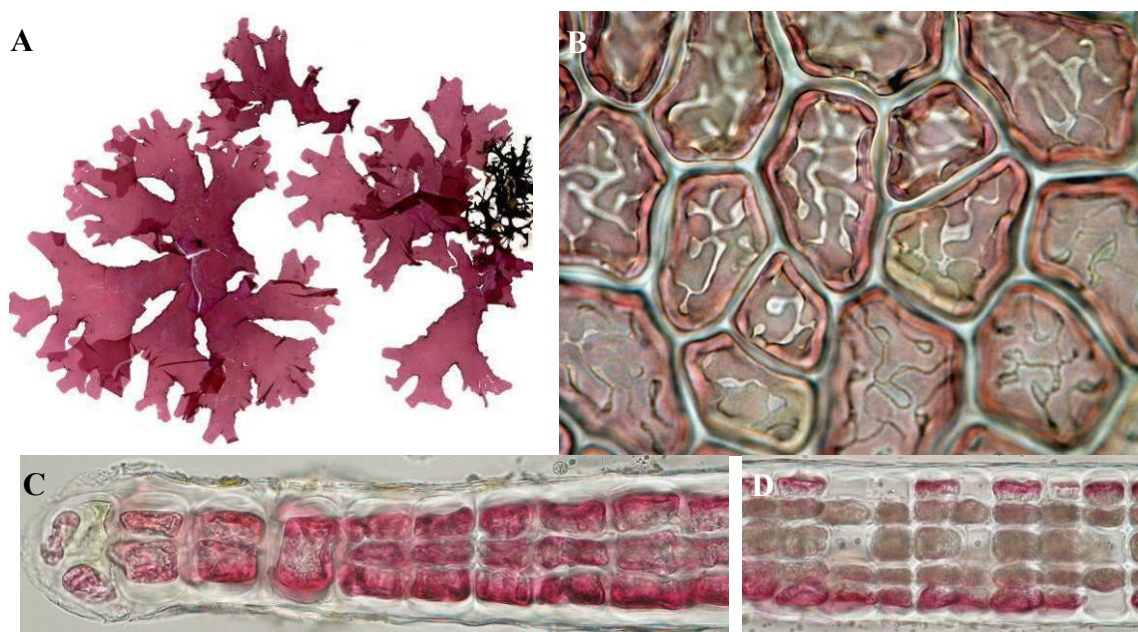


Figura 46. *Drachiella spectabilis*. A. Hábito. B. Células mostrando los característicos plastos parietales reticulados. C-D. Secciones transversales de la base compuesta por un número variable de capas. A, C-D: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m); B: Faro Piedra Seca (Ría de Arousa, -20 m).

Erythroglossum J. Agardh

Erythroglossum laciniatum (Lightfoot) Maggs & Hommersand

Fig. 47

Polyneura laciniata (Lightfoot) Dixon

Polyneura gmelinii (Lamouroux) Kylin

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 34 m de profundidad. Recolectada a lo largo de todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 20%) de mayo a julio. Tetrasporocistes observados en mayo, junio, septiembre y noviembre. En ocasiones aparece junto a *Erythroglossum lusitanicum*, de la cual se diferencia por presentar láminas con forma de abanico a lanceolada, siempre ramificada, que pueden presentar una red de venas o bien una vena central marcada, con áreas monostromáticas de 50-100 µm de espesor y varias células meristemáticas situadas tanto en los apices y márgenes de lámina (Díaz *et al.* 2009). De acuerdo con Maggs & Hommersand (1993), las citas de *E. sandrianum* registradas en la costa atlántica europea corresponden a *E. laciniatum*.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968 -como *E. sandrianum*-, Bárbara *et al.* 1996, 2004) y Pontevedra (Miranda 1934, como *E. sandrianum*), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Erythroglossum lusitanicum Ardre

Fig. 47

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada a lo largo de todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 10%) en mayo y junio. Todo el material estudiado era estéril. Según Díaz *et al.* (2009), los especímenes asociados a fondos de maërl alcanzan un tamaño menor al habitual y presentan un menor desarrollo del sistema postrado.

Según estos autores, *E. lusitanicum* se caracteriza dentro del género *Erythroglossum* por presentar un hábito cespitoso, compuesto generalmente por láminas simples, no ramificadas, ovoides a ov lanceoladas, que presentan una vena central marcada; las áreas monostromáticas de la lámina no superan los 75 µm de espesor, y presenta 1(2) células meristemáticas situadas únicamente en el ápice de la lámina.

Erythroglossum lusitanicum constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citado en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

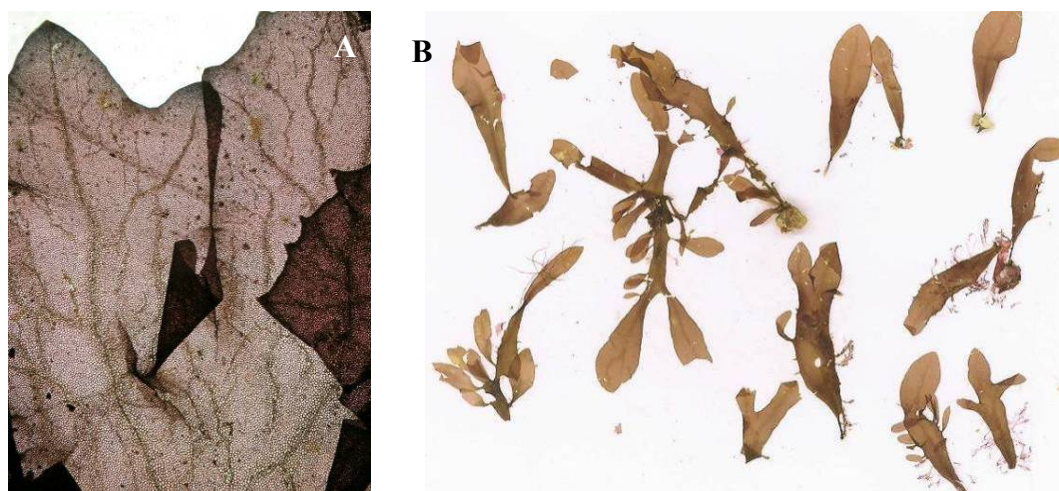


Figura 47. A. *Erythroglossum laciniatum*. Red de venas ramificadas por toda la lámina. **B. *E. lusitanicum*.** Especímenes de herbario con láminas generalmente simples con una vena central muy marcada. A: Islas Cíes (Ría de Vigo, -18 m); B: Ensenada de Bueu (Ría de Pontevedra, -13 m).

Haraldiophyllum Zinova

Haraldiophyllum bonnemaisonii (Greville) Zinova

Fig. 48

Nitophyllum bonnemaisonii (Kylin) Kylin

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-22 m. Recolectada de febrero a julio y septiembre, presentó el mayor porcentaje de cobertura (hasta un 20%) en septiembre. Tetrasporocistes observados en febrero, junio, julio y septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece registrada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

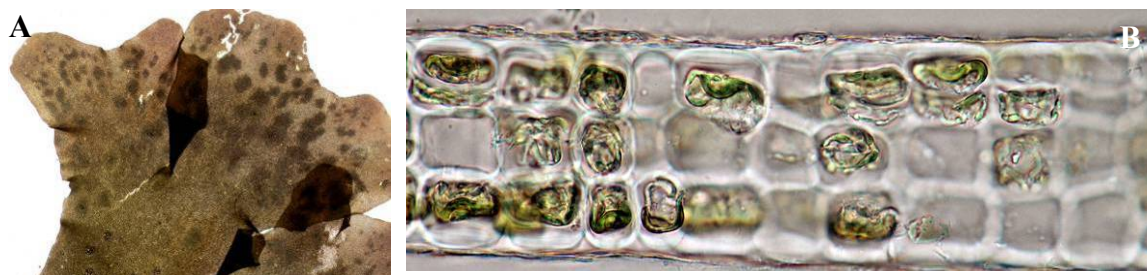


Figura 48. *Haraldiophyllum bonnemaisonii*. A. Soros de tetrasporocistes dispersos por la lámina. B. Sección transversal de la lámina polistromática. A-B: Faro de Piedra Seca (Ría de Arousa, -20 m).

Hypoglossum Kützing

Hypoglossum hypoglossoides (Stackhouse) Collins & Hervey

Registrada epífita y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 26 m de profundidad. Recolectada casi todo el año. Cistocarpos observados en marzo, abril, junio y noviembre, tetrasporocistes en diferentes épocas del año.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (Niell 1970), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Myriogramme Kylin

Myriogramme minuta Kylin

Fig. 49

Drachiella minuta (Kylin) Maggs & Hommersand

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa y Vigo hasta 26 m de profundidad. Recolectada de mayo a septiembre y de noviembre a enero. Tetrasporocistes observados en junio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Tampoco aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

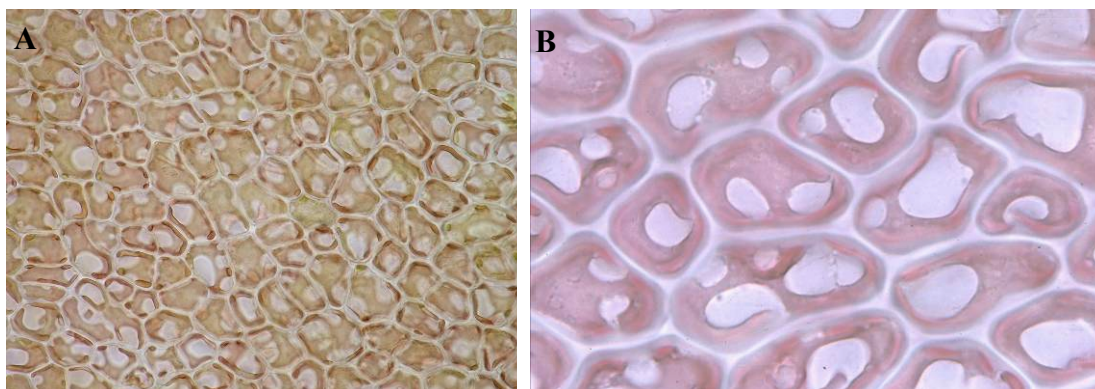


Figura 49. *Myriogramme minuta*. A-B. Detalle de las células con característicos plastos parietales invaginados. A-B: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Nitophyllum Greville

Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville

Fig. 50

Delesseria punctata (Stackhouse) C. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-13 m. Recolectada casi todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta el 20%) así como los especímenes más grandes (15-20 cm) en marzo y mayo. Tetrasporocistes observados de febrero a septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Pontevedra (Miranda 1934), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de las rías de Aldán y Vigo, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

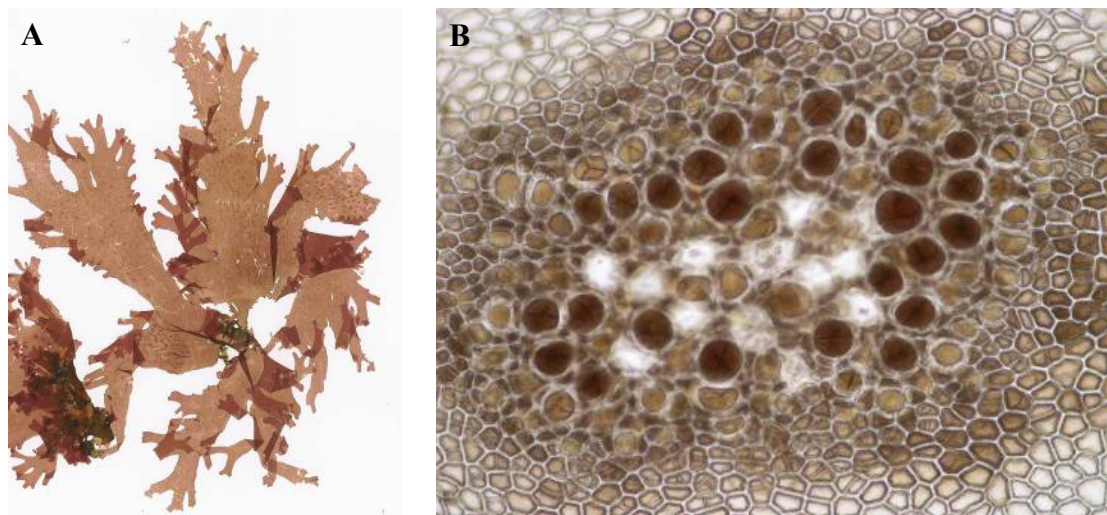


Figura 50. *Nitophyllum punctatum*. A. Ejemplar de herbario con soros de tetrasporocistes. B. Detalle de un soro de tetrasporocistes. A-B: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Polyneura Kylin

Polyneura bonnemaisonii (C. Agardh) Maggs & Hommersand

Polyneura hilliae (Greville) Kylin

Nitophyllum hilliae (Greville) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 4-34 m. Recolectada en diferentes épocas del año, presentó los mayores porcentajes de cobertura en marzo, junio y julio. Espermatocistes observados en junio, cistocarpos en junio-agosto y tetrasporocistes de febrero a septiembre. Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960, Niell 1970), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Radicilingua Papenfuss

Radicilingua thysanorhizans (Holmes) Papenfuss

Rhizoglossum thysanorhizans (Holmes) Kylin

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 5-13 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo. Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Rhodomelaceae

Aphanocladia Falkenberg *in* Engler & Prantl

Aphanocladia stichidiosa (Funk) Ardré

Polysiphonia stichidiosa Funk

Registrada como epizoica únicamente en un fondo de cascajo de la Ría de Ferrol a 18 m de profundidad, en el mes de septiembre.

Especie de distribución meridional previamente citada para las costas gallegas (Cremades & Bárbara 1990, Bárbara *et al.* 2005b). De hecho, el material recolectado en un fondo de cascajo de la Ría de Ferrol representa segunda cita provincial para A Coruña (Bárbara *et al.* 2009a). A pesar de que en el presente estudio se ha detectado asociada a fondos de cascajo, *A. stichidiosa* aparece citada en los fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Boergeseniella Kylin

Boergeseniella fruticulosa (Wulfen) Kylin

Polysiphonia fruticulosa (Wulfen) Sprengel

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas hasta 20 m de profundidad. Recolectada todo el año, fue abundante de junio a agosto y en diciembre (hasta 20% de cobertura) con individuos de hasta 10 cm de longitud. Tetrasporocistes observados en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Brongniartella Bory de Saint-Vincent

Brongniartella byssoides (Goodenough & Woodward) Schmitz

Fig. 51

Polysiphonia byssoides (Goodenough & Woodward) Greville

Registrada como epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-28 m. Recolectada todo el año, particularmente abundante de abril a junio, período en el que también fueron detectados los especímenes de mayor tamaño (hasta 15 cm). Cistocarpos observados en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

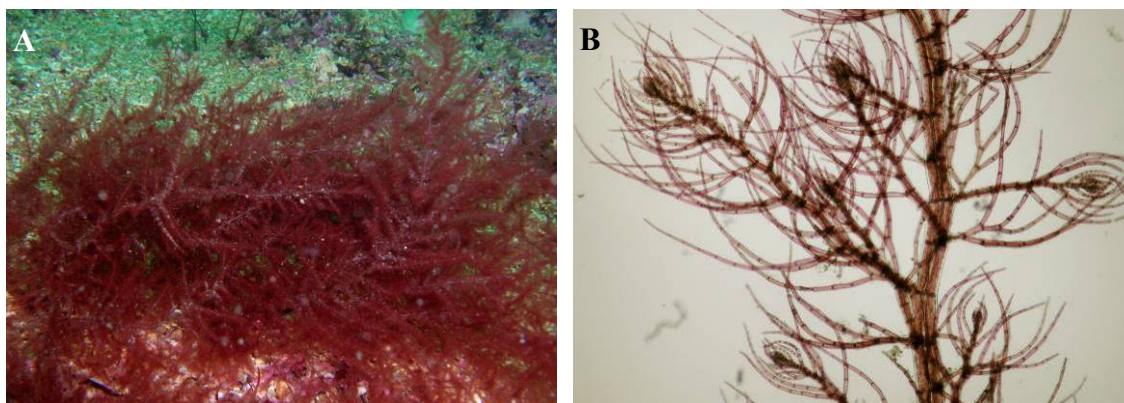


Figura 51. *Brongniartella byssoides*. A. Espécimen en un fondo de maërl mixto con cascajo. B. Eje principal con ramificación espiral. A: Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia, -11 m); B: Cabo Cruz (Ría de Arousa, -9 m).

Chondria C. Agardh

Chondria capillaris (Hudson) M.J. Wynne
Chondaia tenuissima (Withering) C. Agardh

Fig. 52

Registrada únicamente en un banco de maërl de la Ría de Arousa, a 3 m de profundidad. Recolectada en julio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Chondria coerulescens (J. Agardh) Falkenberg
Laurencia caerulescens P.L. Crouan & H.M. Crouan

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las Rías Baixas hasta 20 m de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año. Los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 15%) fueron observados en junio, mientras que los especímenes de mayor tamaño (hasta 20 cm) de junio a septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960) constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece registrada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Chondria dasyphylla (Woodward) C. Agardh
Fucus dasyphyllus Woodward
Laurencia dasyphylla (Woodward) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 23 m de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año. Los mayores porcentajes de cobertura (hasta un 20%) así como los especímenes de mayor tamaño (hasta 20 cm) fueron detectados en junio. Tetrasporocistes observados en junio y julio.

Citada anteriormente asociada a maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Vigo (Seoane-Camba 1960, BIOMAERL Team 1999), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También aparece registrada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Chondria scintillans Mazoyer

Fig. 52

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de todas las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada casi todo el año, pero con mayores porcentajes de cobertura (hasta un 30%) así como especímenes de mayor tamaño (hasta 6 cm) de abril a septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968) constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías gallegas. Sin embargo, no aparece registrada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

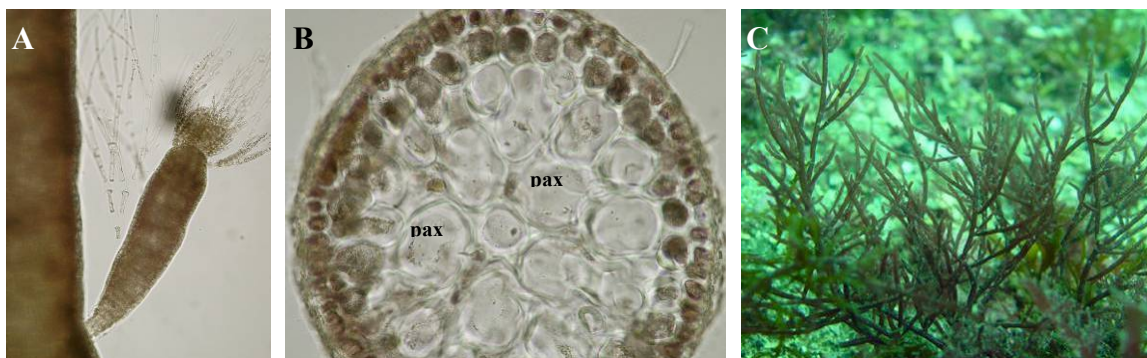


Figura 52. A-B. *Chondria capillaris*. A. Rama lateral portando tricoblastos en su parte apical. B. Sección transversal del talo compuesto por 5 células periaxiales (pax) rodeada de 2 capas de células corticales. **C. *Chondria scintillans*.** Ejemplar en un fondo de maërl. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); C: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

***Herposiphonia* Nägeli**

Herposiphonia secunda (C. Agardh) Hambrón

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-13 m. Recolectada de junio a agosto y noviembre, en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Herposiphonia tenella (C. Agardh) Ambronn

Herposiphonia secunda f. *tenella* (C. Agardh) Wynne

Recolectada únicamente en un banco de maërl de la Ría de Arousa a 5 m de profundidad, en febrero.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Laurencia Lamouroux

Laurencia pyramidalis Bory de Saint-Vincent ex Kützing

Laurencia obtusa var. *pyramidata* Bory de Saint-Vincent ex J. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo con cascajo de las rías de Arousa y Aldán en un intervalo de profundidad de 4-14 m. Recolectada en febrero, junio, julio y noviembre. Cistocarpos observados en junio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Neosiphonia Kim & Lee

Neosiphonia harveyi (Bailey) Kim, Choi, Guiry & Saunders

Polysiphonia harveyi Bailey

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-9 m. Recolectada de marzo a septiembre. Cistocarpos observados en septiembre y tetrasporocistes en abril, julio y septiembre. Especie alóctona de origen pacífico cuya introducción en las costas europeas no es reciente (Eno *et al.* 1997, Maggs & Stegenga 1999, Afonso-Carrillo *et al.* 2002, Bárbara *et al.* 2005a).

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ophidocladus Falkenberg

Ophidocladus simpliciusculus (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Falkenberg *in* Schmitz & Falkenberg

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo hasta 8 m de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año, pero en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Osmundea Stackhouse

Osmundea pinnatifida (Hudson) Stackhouse

Laurencia pinnatifida (Hudson) Lamouroux

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-12 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Tetrasporocistes observados en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Polysiphonia Greville

Polysiphonia atlantica Kapraun & Norris

Polysiphonia macrocarpa Harvey

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año, pero en estado vegetativo.

Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Polysiphonia brodiei (Dillwyn) Sprengel

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y cascajo de las rías de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 2-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año. Cistocarpos observados en septiembre y tetrasporocistes en febrero.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Polysiphonia caespitosa (Pocock) Hollenberg

Falkenbergiella caespitosa Pocock

Registrada sobre maërl y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros en las rías de Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-5 m. Recolectada en junio y septiembre, pero en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Polysiphonia denudata (Dillwyn) Greville ex Harvey

Registrada epífita y sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo y fondos de cascajo de las rías de Ferrol y Vigo en un intervalo de profundidad de 9-16 m. Recolectada en septiembre con espermatocistes, cistocarpos y tetrasporocistes.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de estas rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Polysiphonia elongata (Hudson) Sprengel

Registrada epizoica y sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-25 m. Recolectada a lo largo de casi todo el año. Espermatocistes observados en mayo, cistocarpos en mayo, junio y septiembre y tetrasporocistes en marzo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Polysiphonia fibrata (Dillwyn) Harvey

Registrada epífita en un fondo de cascajo y fango de la Ría de Ferrol a 6 m de profundidad. Recolectada en septiembre en estado vegetativo.

El material de la Ría de Ferrol, junto con el procedente de las rías de Ares y Camariñas constituyen novedad para Galicia (Bárbara *et al.* 2009a). *Polysiphonia fibrata* es novedad para la flora asociada a fondos de cascajo de Galicia y no aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Polysiphonia fucoides (Hudson) Greville

Polysiphonia nigrescens (Hudson) Greville ex Harvey

Registrada sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Aldán en un intervalo de profundidad de 2-8 m. Recolectada en febrero, junio y noviembre, siempre en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Aldán. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Polysiphonia nigra (Hudson) Batters

Polysiphonia atrorubescens (Dillwyn) Greville

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 7-8 m. Recolectada en diferentes épocas del año, pero en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Polysiphonia stricta (Dillwyn) Greville

Polysiphonia urceolata (Lightfoot ex Dillwyn) Greville

Registrada epífita, epizoica, y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 24 m de profundidad. Recolectada casi todo el año, pero con mayores porcentajes de cobertura (hasta 10%) en junio y septiembre. Espermatocistes, cistocarpos y tetrasporocistes en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pterosiphonia Falkenberg

Pterosiphonia ardreana Maggs & Hommersand

Pterosiphonia spinifera var. *robusta* Ardré

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 20 m de profundidad. Recolectada casi todo el año, pero en estado vegetativo.

El registro de la Ría de Vigo constituye segunda cita provincial para Pontevedra (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de

Galicia. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pterosiphonia complanata (Clemente) Falkenberg

Registrada epífita y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-26 m. Recolectada casi todo el año, pero con mayor porcentaje de cobertura (hasta 20%) en septiembre, pero siempre en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Pterosiphonia parasitica (Hudson) Falkenberg

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas hasta 28 m de profundidad. Recolectada casi todo el año, pero con mayor porcentaje de cobertura (hasta 20%) en junio y septiembre. No se han observado estructuras reproductoras.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Pontevedra (Miranda 1934), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pterosiphonia pennata (C. Agardh) Falkenberg

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 3-18 m. Recolectada casi todo el año. Tetrasporocistes observados en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Streblocladia F. Schmitz

Streblocladia collabens (C. Agardh) Falkenberg

Polysiphonia collabens (C. Agardh) Kützinger

Polysiphonia platyspira Kützinger

Registrada sobre cascajo únicamente en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Aldán a 2 m de profundidad. Recolectada en febrero, pero en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

OCHROPHYTA

Sphacelariales

Cladostephaceae

Cladostephus C. Agardh

Cladostephus spongiosus (Hudson) C. Agardh

Cladostephus verticillatus (Lightfoot) Lyngbye, *nom. illeg.*

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Pontevedra y Aldán hasta 2 m de profundidad. Recolectada en febrero y junio, en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de la Ría de Pontevedra y Aldán. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Sphacelariaceae

Sphacelaria Lyngbye

Sphacelaria cirrosa (Roth) C. Agardh

Sphacelaria bipinnata (Kützinger) Sauvageau

Sphacelaria hystrix Suhr *ex* Reinke

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo, hasta 20 m de profundidad. Recolectada casi todo el año. Cistes pluriloculares observados en septiembre.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) y Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Sphacelaria plumula Zanardini

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 4-15 m. Recolectada en varias épocas del año, pero en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Sphacelaria rigidula Kützinger

Sphacelaria furcigera Kützinger

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 6-14 m. Recolectada en junio y diciembre, pero en estado vegetativo.

El registro de la Ría de Pontevedra constituye segunda para la provincia de Pontevedra (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie, citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), es novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos

de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Stypocaulaceae

Halopteris Kützing

Halopteris filicina (Grateloup) Kützing

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas, en un intervalo de profundidad de 4-21 m. Recolectada en diferentes épocas del año, pero en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Stypocaulon Kützing

Stypocaulon scoparium (Linnaeus) Kützing

Halopteris scoparia (Linnaeus) Sauvageau

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 4-16 m. Recolectada en diferentes épocas del año, pero en estado vegetativo.

Citada anteriormente asociada al maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de las rías gallegas. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Dictyotales

Dictyotaceae

Dictyopteris Lamouroux

Dictyopteris polypodioides (De Candolle) Lamouroux

Dictyopteris membranacea (Stackhouse) Batters

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Muros-Noia, Arousa y Vigo, en un intervalo de profundidad de 8-12 m. Recolectada de junio a agosto en estado vegetativo. Presenta su mayor porcentaje de cobertura (hasta 10%) y los especímenes de mayor tamaño (5-10 cm) en junio.

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (Seoane-Camba 1960), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Muros-Noia. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Dictyota Lamouroux

Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux

Fig. 53

Registrada epífita y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas, hasta 34 m de profundidad. Presente todo el año con moderada cobertura, alcanza los mayores porcentajes de cobertura (hasta 80%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 20 cm) en junio y julio. Tetrasporocistes observados en mayo y julio. Dada su frecuencia en las rías estudiadas y su alta cobertura, es considerada una especie significativa de la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia (Peña & Bárbara 2008b, 2010b).

Citada anteriormente asociada al maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004) y Vigo (Seoane-Camba 1960, BIOMAERL Team 1999), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de las rías de Ferrol y Pontevedra, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

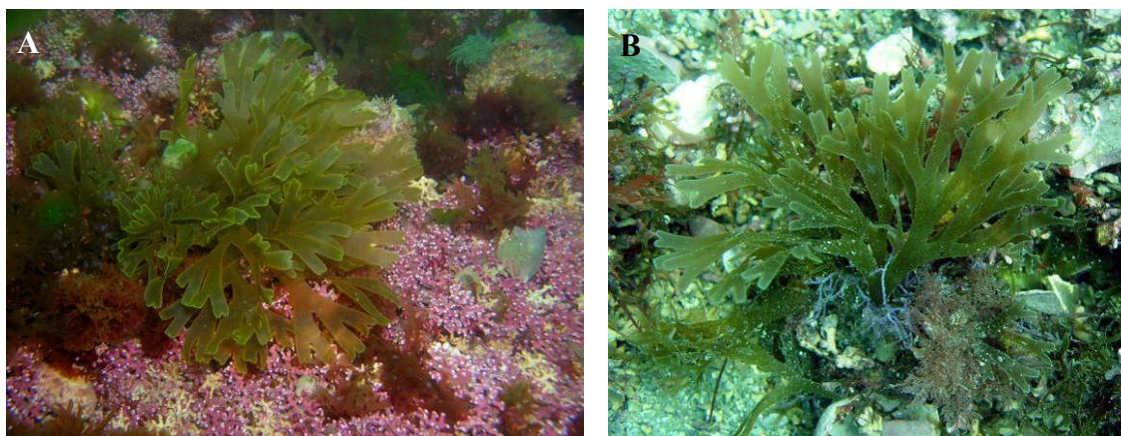


Figura 53. *Dictyota dichotoma*. A-B. Ejemplares en un fondo de maërl y en un fondo de cascajo, respectivamente. A: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); B: Islas Cíes (Ría de Vigo, -8 m).

Ectocarpales

Acinetosporaceae

Acinetospora Bornet

Acinetospora crinita (Carmichael) Sauvageau

Acinetospora pusilla (Griffiths ex Harvey) De Toni

Registrada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa, a 4 m de profundidad. Recolectada en junio con cistes uniloculares y pluriloculares.

Citada en fondos de maërl de esta misma ría (Donze 1968). No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Hincksia Gray

Hincksia granulosa (Smith) Silva

Giffordia granulosa (Smith) Hamel

Registrada epífita únicamente en un fondo de cascajo de la Ría de Ferrol a 6 m de profundidad. Recolectada en septiembre, pero en estado vegetativo.

Aunque en el presente estudio haya sido observada sólo en fondos de cascajo, ha sido citada anteriormente en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968). También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Hincksia secunda (Kützinger) Silva in Silva, Meñez & Moe

Giffordia secunda (Kützinger) Batters

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa y Vigo, en un intervalo de profundidad de 6-13 m. Recolectada en abril y septiembre con cistes pluriloculares.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Chordariaceae

Asperococcus Lamouroux

Asperococcus bullosus Lamouroux

Fig. 54

Asperococcus turneri (Dillwyn ex Smith) Hooker

Registrada sobre maërl en fondos de maërl de la Ría de Arousa, hasta 9 m de profundidad. Recolectada únicamente en julio y agosto con un alto porcentaje de cobertura (hasta 20%) y con especímenes grandes (hasta 20 cm). Cistes uniloculares observados en agosto.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

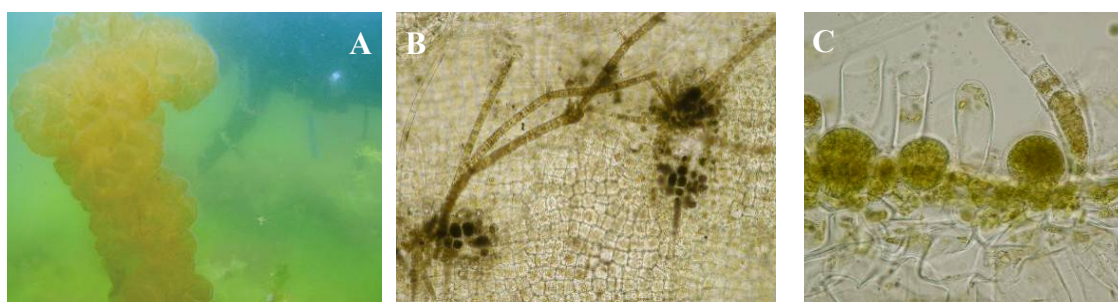


Figura 54. *Asperococcus bullosus*. A. Ejemplar en un fondo de maërl. B. Vista en superficie de soros de cistes uniloculares. C. Sección transversal de un soro de cistes uniloculares con paráfisis asociadas. A-C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Asperococcus ensiformis (Delle Chiaje) Wynne

Asperococcus compressus Griffiths ex Hooker

Registrada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa, a 11 m de profundidad. Recolectada sólo en junio con cistes uniloculares.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Liebmannia J. Agardh

Liebmannia levellei J. Agardh

Fig. 55

Mesogloia levellei (J. Agardh) Meneghini

Registrada sobre maërl en fondos de maërl de la Ría de Arousa hasta 9 m de profundidad. Recolectada en julio y agosto con especímenes de gran tamaño (hasta 20 cm) portadores de cistes pluriloculares, y presentando elevados porcentajes de cobertura (hasta 50%).

El registro de la Ría de Arousa representa la segunda cita provincial para A Coruña (Bárbara *et al.* 2005b). Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.



Figura 55. *Liebmannia levellei*. A. Ejemplar en un fondo de maërl. B-C. Sección transversal del talo portando cistes pluriloculares. A-C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Myrionema Greville

Myrionema strangulans Carmichael ex Greville

Myrionema vulgare Thuret

Registrada epífita en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 2-9 m. Recolectada en abril, junio y septiembre en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Punctaria Greville

Punctaria latifolia Greville

Registrada en fondos de cascajo de la Ría de Pontevedra en un intervalo de profundidad de 6-8 m. Recolectada en junio y julio en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Phycocelis Strömfelt

Phycocelis foecunda Strömfelt

Fig. 56

Ascocyclus foecundus (Strömfelt) Reinke

Ascocyclus sphaerophorus Sauvageau

Hecatonema foecundum (Strömfelt) Loiseaux

Chilionema foecundum (Strömfelt) Fletcher

Registrada sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 8-9 m. Recolectada en febrero y septiembre con cistes pluriloculares.

El registro de esta especie representa la primera cita para la Península Ibérica. Su interés reside además en haberla encontrada creciendo directamente sobre cascajo, y no epífita como es indicado por otros autores. Una descripción más detallada acerca de esta especie aparece recogido en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a), y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Esta especie constituye además novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

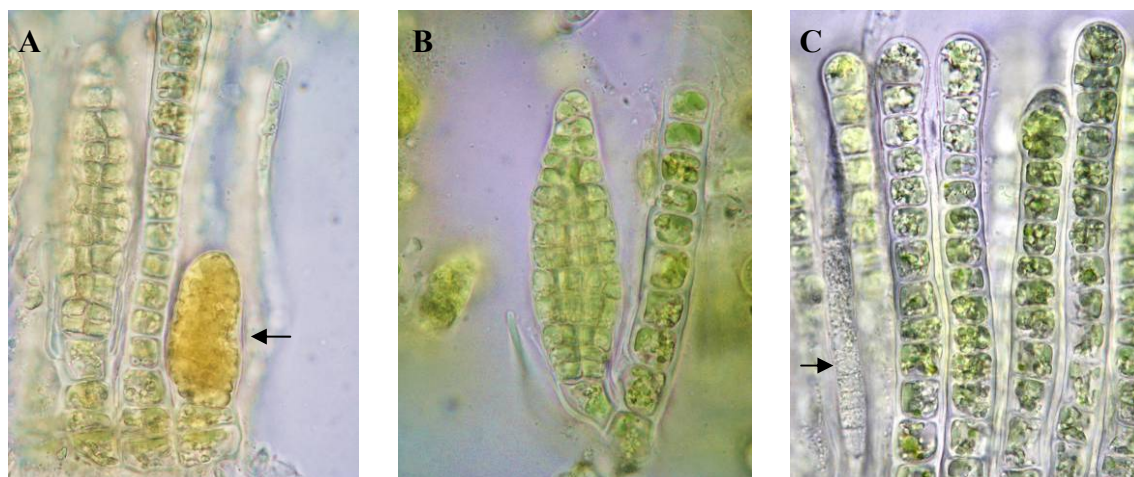


Figura 56. *Phycocelis foecunda*. A. Sección transversal mostrando un ascociste terminal pigmentado (flecha) y un ciste plurilocular terminal en un filamento erecto. B. Ciste plurilocular pedicelado en un filamento erecto. C. Sección transversal del talo mostrando un pelo hialino (flecha) entre los filamentos erectos. A-C: Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -8 m).

Ectocarpaceae

Ectocarpus Lyngbye

Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye

Ectocarpus siliculosus var. *confervoides* (Roth) Kjellman

Registrada epífita únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Vigo, a 9 m de profundidad. Recolectada en septiembre con cistes pluriloculares.

Esta especie, citada anteriormente en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Scytosiphonaceae

Colpomenia (Endlicher) Derbès & Solier

Colpomenia peregrina Sauvageau

Fig. 57

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra, Aldán y Vigo, hasta 13 m de profundidad. Recolectada de febrero a septiembre, presenta los mayores porcentajes de cobertura (hasta 40%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 8 cm) en junio.

Esta especie alóctona ya fue citada en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968). Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.



Figura 57. A. *Colpomenia peregrina*. Ejemplar en un fondo de maërl. **B-C. *Microspongium gelatinosum stadium*.** B. Especímenes sobre cascajo. C. Ciste unilocular (flecha) acompañado de paráfisis multicelular. A: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m); B-C: Ensenada de San Francisco (Ría de Muros-Noia, -10 m).

Scytosiphon C. Agardh

Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link

Fig. 57

Microspongium gelatinosum Reinke stadium

Scytosiphon simplicissimus (Clemente) Cremades

El gametófito (*Scytosiphon lomentaria*) fue registrado sobre cascajo únicamente en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Arousa a 4 m de profundidad. Mientras que la fase esporofítica costrosa (*Microspongium gelatinosum*) fue registrado sobre cascajo y guijarros en

fondos de maërl mixtos con guijarros y fondos de cascajo de todas las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 3-16 m. El gametófito fue recolectado en junio y el esporófito en varias épocas del año y con cistes uniloculares.

El registro de *Microspongium gelatinosum* supone la primera cita para la Península Ibérica. Una descripción más detallada acerca de esta especie aparece recogido en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a), y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo. Tanto la fase gametofítica como la esporofítica constituyen novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Únicamente el gametófito está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ralfsiaceae

Petroderma Kuckuck

Petroderma maculiforme (Wollny) Kuckuck

Fig. 58

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año, con cistes uniloculares en junio y pluriloculares en diciembre.

Constituye primera cita para la Península Ibérica. Una descripción más detallada acerca de esta especie aparece recogido en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a), y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Pseudolithoderma Svedelius

Pseudolithoderma roscoffense Loiseaux

Fig. 58

Registrada sobre cascajo únicamente en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Vigo, a 4 m de profundidad. Recolectada en marzo con cistes pluriloculares.

Primera cita para la Península Ibérica. Una descripción más detallada acerca de esta especie aparece recogido en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a), y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo. Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.



Figura 58. A-B. *Petroderma maculiforme*. A. Ejemplar sobre cascajo. B. Sección transversal del talo conteniendo un ascociste pigmentado entre filamentos erectos. **C. *Pseudolithoderma roscoffense*.** Sección vertical del talo conteniendo cistes pluriloculares maduros e iniciales (flecha). A-C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Cutleriales

Cutleriaceae

Cutleria Greville

Cutleria multifida (Smith) Greville

Fig. 59

Aglaozonia parvula (Greville) Zanardini *stadium*

Aglaozonia reptans (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Kützting

El gametófito (*Cutleria multifida*) fue registrado sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-24 m, mientras que la fase esporofítica costrosa (*Aglaozonia parvula*) fue registrado sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y cascajo mixtos con guijarros en casi todas las rías estudiadas, hasta 18 m de profundidad. El gametófito fue recolectado de mayo a julio, presentando los mayores porcentajes de cobertura (hasta 10 %) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 10 cm) en junio. El esporófito, en cambio, se recolectó todo el año, con porcentajes de cobertura relativamente altos (hasta un 20%) en diferentes épocas del año, es considerado uno de los elementos perennes de la flora asociada a fondos de maërl de Galicia (Peña & Bárbara 2008b). Cistes uniloculares observados en febrero y junio.

Una descripción más detallada acerca de la fase esporofítica aparece recogido en una de las publicaciones adjuntas (Peña & Bárbara 2010a), y en la clave de identificación de especies costrosas de este capítulo.

El gametófito (*Cutleria multifida*) fue citado anteriormente en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), mientras que el esporófito (*Aglaozonia parvula*) fue registrado en las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Arousa (Bárbara *et al.* 2004) y Pontevedra (Miranda 1934). Ambas fases constituyen novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. Ambas fases también están presentes en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

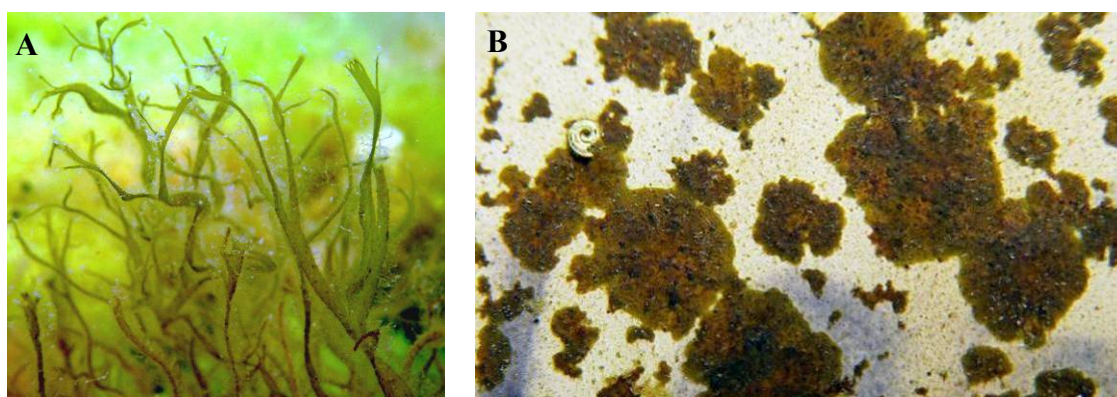


Figura 59. *Cutleria multifida*. Gametófito en un fondo de maërl. B. Fase esporofítica costrosa (*Aglaozonia parvula stadium*) sobre cascajo. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Sporochnales

Sporochnaceae

Carpomitra Kützing

Carpomitra costata (Stackhouse) Batters

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de la Ría de Arousa en un intervalo de profundidad de 9-13 m. Recolectada en junio y noviembre en estado vegetativo. Su observación representa la segunda cita provincial para la provincia de Pontevedra (Bárbara *et al.* 2005b). Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Desmarestiales

Desmarestiaceae

Desmarestia Lamouroux

Desmarestia dudresnayi Lamouroux ex Leman

Fig. 60

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Muros-Noia, Arousa y Vigo, en un intervalo de profundidad de 3-26 m. Recolectada de abril a septiembre en estado vegetativo, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 20%) y especímenes de mayor tamaño (hasta 40 cm) en los meses de verano.

Se trata de una especie endémica de la provincia Lusitánica (Bárbara *et al.* 2005a), cuya observación en las rías de Arousa y Vigo constituyen segunda cita para las provincias de A Coruña y Pontevedra, respectivamente (Bárbara *et al.* 2005b, 2006a).

Esta especie, citada anteriormente en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.



Figura 60. *Desmarestia dudresnayi*. A-B. Ejemplares en fondos de maërl y cascajo. C. Sección transversal de la fronde. A: Batería de San Cristóbal (Ría de Ferrol, 18 m); B-C: Faro Piedra Seca (Ría de Arousa, -20 m).

Desmarestia ligulata (Lightfoot) Lamouroux

Registrada sobre maërl en fondos de maërl de la Ría de Vigo en un intervalo de profundidad de 4-5 m. Recolectada en junio en estado vegetativo.

Esta especie constituye novedad para la flora asociada de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Laminariales

Alariaceae

Undaria Suringar

Undaria pinnatifida (Harvey) Suringar

Fig. 61

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 22 m de profundidad. Recolectada casi todo el año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 20%) y especímenes de mayor tamaño (hasta 50 cm) en julio. Esporófilos observados en julio y septiembre.

Esta especie alóctona, citada previamente en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea a pesar de estar extendida por la costa europea (Perez *et al.* 1981, Boudouresque *et al.* 1985, Eno *et al.* 1997, Cremades *et al.* 2006).



Figura 61. *Undaria pinnatifida*. Ejemplares en fondos de maërl puros o mixtos con cascajo. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); C: Islas Cíes (Ría de Vigo, -12 m).

Laminariaceae

Laminaria Lamouroux

Laminaria ochroleuca Pylaie

Laminaria iberica (Hamel) Lami

Laminaria pallida var. *iberica* Hamel

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol, Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-25 m. Recolectada de marzo a noviembre en estado vegetativo. Presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 25%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 60 cm) en septiembre y noviembre.

Citada anteriormente en fondos de maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Pontevedra (Hamel 1928), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Saccharina Stackhouse

Saccharina latissima (Linnaeus) Lane, Mayes, Druehl & Saunders

Laminaria saccharina (Linnaeus) Lamouroux

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Ferrol y Pontevedra en un intervalo de profundidad de 4-16 m. Recolectada en junio y septiembre en estado vegetativo. Presentó el mayor porcentaje de cobertura (hasta el 30%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 50 cm) en septiembre.

Citada anteriormente en fondos de maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de las rías de Ferrol y Pontevedra, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Phyllariaceae

Saccorhiza Bachelot de la Pylaie

Saccorhiza polyschides (Lightfoot) Batters

Saccorhiza bulbosa Pylaie

Registrada sobre cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las rías de Arousa y Pontevedra, en un intervalo de profundidad de 7-19 m. Recolectada en junio y diciembre en estado vegetativo, presentó el mayor porcentaje de cobertura (hasta el 30%) en junio.

Citada previamente en fondos de maërl de ambas rías (Hamel 1928m, Donze 1968), constituye novedad para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Fucales

Cystoseiraceae

Cystoseira C. Agardh

Cystoseira baccata (Gmelin) Silva

Fig. 62

Cystoseira fibrosa (Hudson) C. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo, en un intervalo de profundidad de 2-12 m. Recolectada en estado vegetativo en diferentes épocas del año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta el 30%) y especímenes grandes (hasta 35 cm) en febrero y diciembre.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías gallegas. No aparece registrada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Cystoseira nodicaulis (Withering) Roberts
Cystoseira granulata C. Agardh

Registrada sobre cascajo únicamente en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Pontevedra, a 14 m de profundidad. Recolectada en junio en estado vegetativo. Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa atlántica europea.

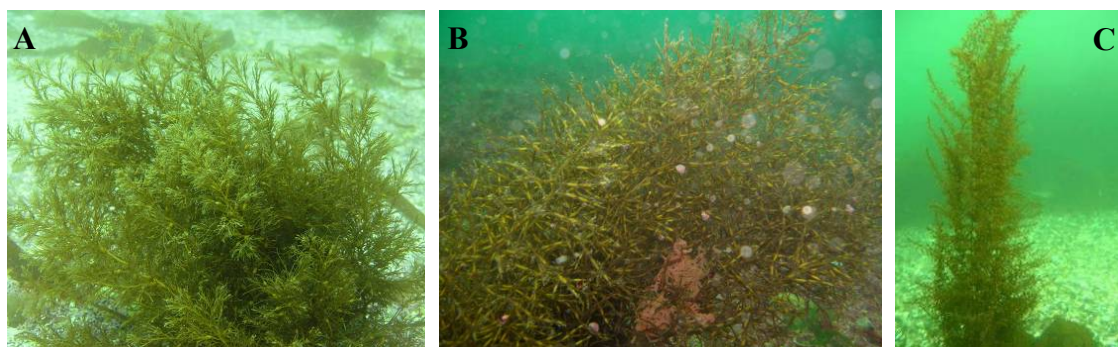


Figura 62. A. *Cystoseira baccata*. Espécimen en un fondo de maërl mixto con cascajo. **B *Cystoseira usneoides*.** Espécimen en un fondo de maërl. **C. *Sargassum muticum*.** Espécimen en un fondo de maërl. A: Isla Erbosa (Ría de Arousa, -4 m); B-C: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Cystoseira usneoides (Linnaeus) Roberts
Cystoseira concatenata C. Agardh

Fig. 62

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las rías de Ferrol, Muros-Noia, Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-13 m. Recolectada en estado vegetativo en diferentes épocas del año, presentó los mayores porcentajes de cobertura altos (hasta el 10%) y especímenes grandes (hasta 25 cm) en abril, junio y noviembre.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías gallegas. No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Fucaceae

Fucus Linnaeus

Fucus vesiculosus Linnaeus

Fig. 63

Registrada únicamente sobre rocas intermareales en las que se depositan acúmulos de maërl mixto con guijarros en la Isla Benencia (Ría de Arousa) formando una playa intermareal. Recolectada en marzo en estado vegetativo.

Esta especie constituye novedad para la flora asociada al maërl de Galicia, aunque se trata más bien de un proceso de acumulación de maërl sobre un hábitat intermareal rocoso. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

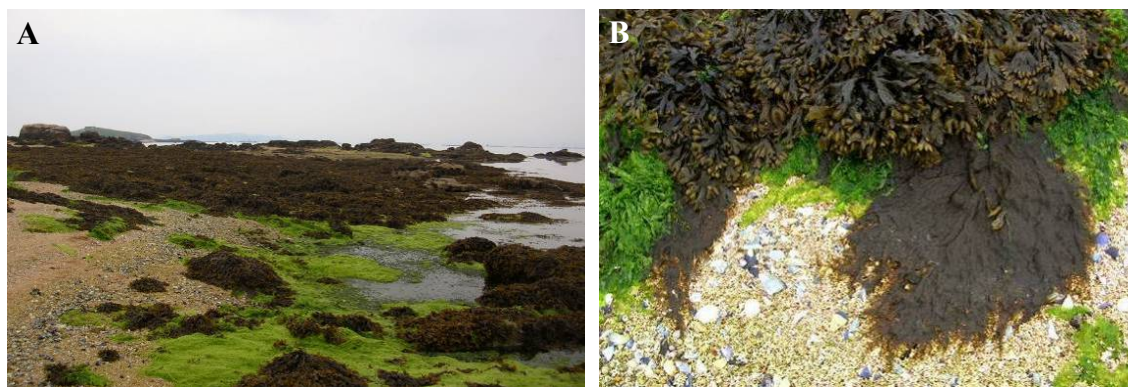


Figura 63. A. Cinturón de *Fucus vesiculosus* en rocas intermareales. **B.** Acúmulo de maërl muerto y conchas muertas junto con *F. vesiculosus*, *Ulva* spp. y *Pylaiella littoralis* (Linnaeus) Kjellmann. A-B: Playa de Carregueros (Ría de Arousa).

Sargassaceae

Sargassum C. Agardh

Sargassum muticum (Yendo) Fensholt
Sargassum kjellmanianum f. *muticum* Yendo

Fig. 62

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las Rías Baixas, en un intervalo de profundidad de 2-13 m. Recolectada en diferentes épocas del año, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 20%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 2 m) en febrero y marzo. Especímenes con receptáculos observados en septiembre.

Especie alóctona novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. Tampoco aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea, a pesar de estar ampliamente extendida en Europa (Farnham *et al.* 1973, Critchley *et al.* 1983, Eno *et al.* 1997).

CHLOROPHYTA

Ulvales

Ulvaceae

Ulva Linnaeus

La identificación de especies del género *Ulva* es particularmente complicada dada la variabilidad observada entre ejemplares de la misma especie. Esta plasticidad se debe a factores tan diversos como la edad del espécimen o a la influencia que ejercen las condiciones ambientales (Hoeksema & Hoek 1983, Koeman 1985, Bloomster *et al.* 1998, Brodie *et al.* 2007). De esta forma, la morfología tubular característica del género *Enteromorpha* ha perdido consistencia al comprobarse que ejemplares del género *Ulva* podían exhibir ambas morfologías, tubular y foliosa (Tan *et al.* 1999, Hayden *et al.* 2003). En la actualidad, para identificar especies de *Ulva* se siguen teniendo en cuenta los criterios morfológicos y anatómicos propuestos en la bibliografía: forma de lámina o tubular, ramificación presente o ausente, presencia de dientes en el margen de la lámina, textura y espesor de la lámina -o tubo- en varias partes del espécimen, tamaño y disposición de las células, posición del cloroplasto dentro de la célula y número de pirenoides. Sin embargo, cuando es posible, se recurre a marcadores moleculares para corroborar dichas identificaciones (Brodie *et al.* 2007), especialmente para detectar especies alóctonas (Baamonde *et al.* 2007). Aparte de la complejidad que supone la identificación de especies de *Ulva*, en algunas claves de identificación se advierte además de la escasa precisión de las mismas si son aplicadas a especímenes recolectados en el campo, sobre todo para aquellos ejemplares de vida libre (Brodie *et al.* 2007).

En los fondos de maërl y cascajo de Galicia es muy común la presencia de *Ulva* spp., especialmente a poca profundidad y en verano (Fig. 64, Peña & Bárbara 2010b). La proliferación de especies de *Ulva* tiene lugar cuando las condiciones ambientales son favorables debido a fenómenos de afloramiento, así como también a procesos localizados de eutrofización dentro de las rías (González *et al.* 1979, Cabanas *et al.* 1983, Villares *et al.* 1999). A pesar de la abundancia de material recolectado de *Ulva*, en muchas ocasiones no ha podido llevarse a cabo una identificación correcta de dicho material al no contar con los suficientes caracteres morfológicos y anatómicos, sobre todo en aquellos especímenes de gran tamaño que se desprenden del sustrato. Del material identificado, *Ulva rigida* ha sido la más abundante junto con otras especies tales como *Ulva clathrata*, *Ulva pseudocurvata*, *Ulva rotundata* y *Ulva scandinavica*.

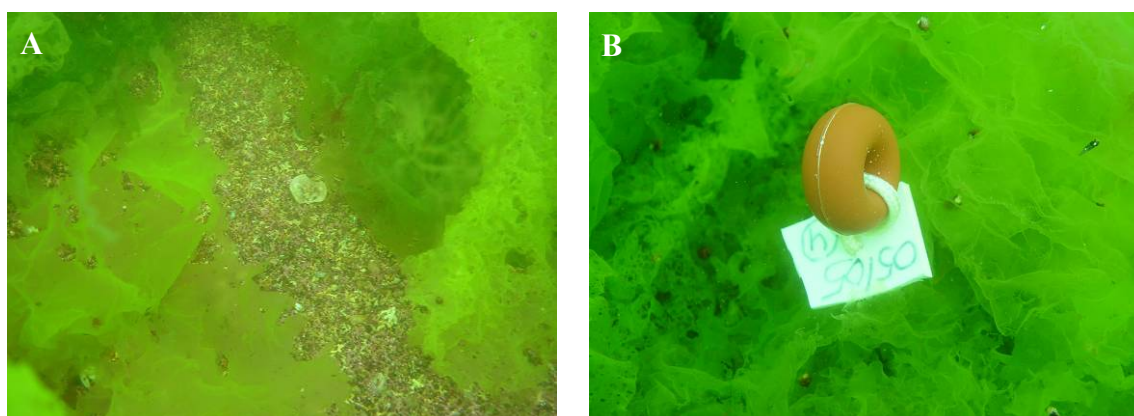


Figura 64. A. Ejemplares de *Ulva* spp. en un fondo de maërl. B. Láminas de *Ulva* spp. sometidas a ramoneo. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Ulva clathrata (Roth) C. Agardh
Enteromorpha clathrata (Roth) Greville
Enteromorpha muscoides (Clemente) Cremades
Enteromorpha ramulosa (Smith) Carmichael ex Hooker
Enteromorpha crinita (Roth) J. Agardh

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y cascajo de las rías de Ferrol, Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 2-23 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Ulva pseudocurvata Koeman & Hoek

Fig. 65

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de la Ría de Vigo, en un intervalo de profundidad de 2-18 m. Recolectada en junio y en septiembre en estado vegetativo. Novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

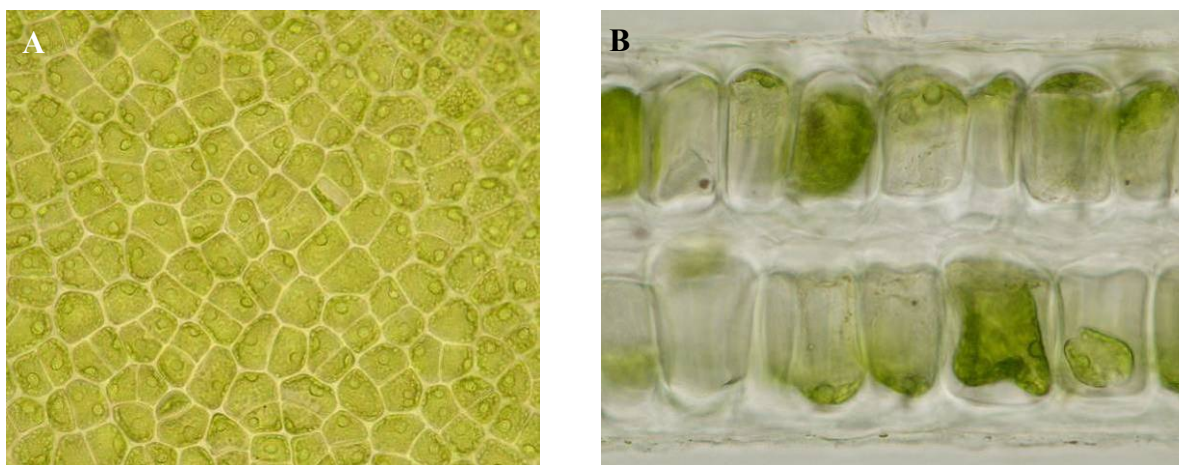


Figura 65. *Ulva pseudocurvata*. A. Vista en superficie de la parte apical de la lámina mostrando células poligonales dispuestas en filas curvadas. Las células contienen cloroplastos con 1-2 pirenoides. B. Sección transversal de la parte basal de la lámina. A-B: Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -18 m).

Ulva rigida C. Agardh

Fig. 66

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-25 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 100%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 50 cm) en julio y agosto.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

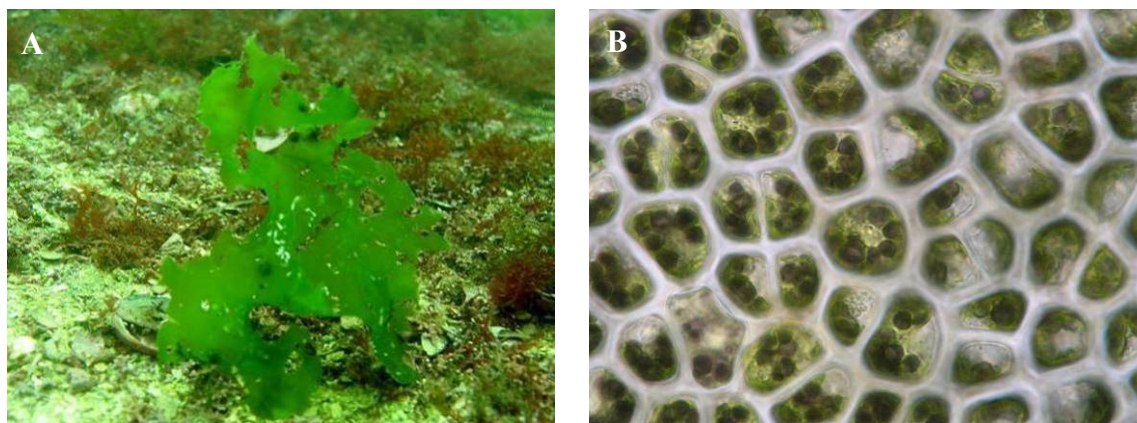


Figura 66. *Ulva rigida*. A. Ejemplar en un fondo de maërl. B. Vista en superficie de la región media de la lámina conteniendo células poligonales, en su mayoría con varios pirenoides. A: Baliza Tofiño (Ría de Vigo, -11 m); B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Ulva rotundata Bliding

Fig. 67

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las Rías Baixas hasta 16 m de profundidad. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 80%) y especímenes más grandes (hasta 30 cm) en julio.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

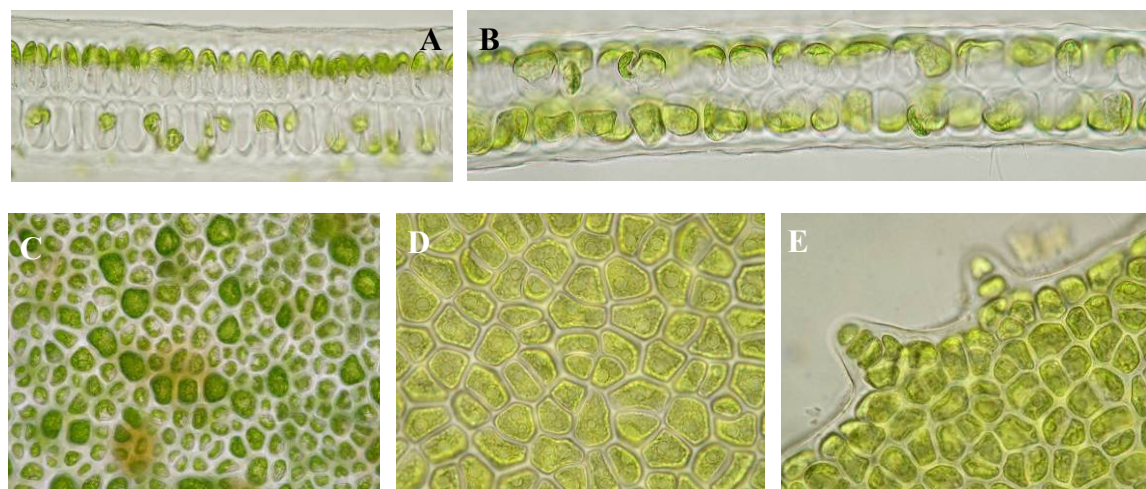


Figura 67. *Ulva rotundata*. A-B. Sección transversal de la parte basal de la lámina. C. Vista en superficie de la parte basal de la lámina mostrando células rizoidales oscuras y de mayor tamaño que las células vegetativas. D. Vista en superficie de la parte apical de la lámina mostrando células poligonales conteniendo cloroplastos, en su mayoría con un pirenoide. E. Vista en superficie de una protuberancia marginal denticulada. A-E: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Ulva scandinavica Bliding

Registrada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa, a 3 m de profundidad. Recolectada en agosto, en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

Ulvaria Ruprecht

Ulvaria obscura (Kützting) Gayral ex Bliding
Monostroma obscurum (Kützting) J. Agardh

Fig. 68

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas, hasta 41 m de profundidad. Recolectada casi todo el año en estado vegetativo, presentó los mayores porcentajes de cobertura (hasta 70%) y los especímenes de mayor tamaño (hasta 10 cm) en agosto.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. No aparece citada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

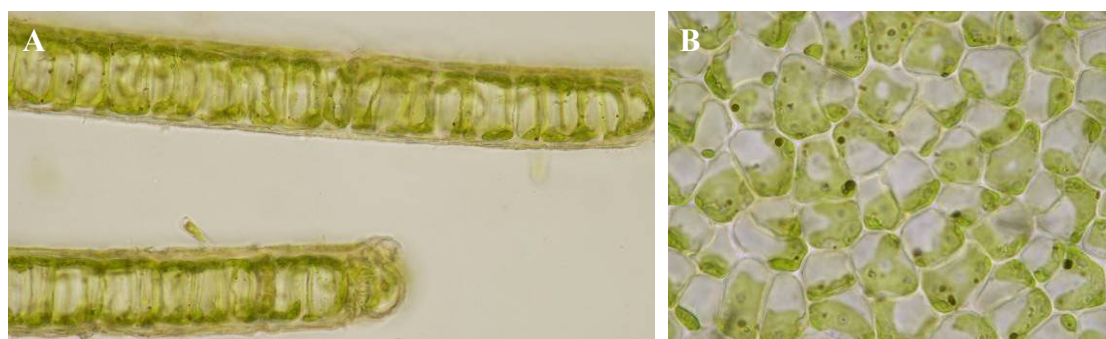


Figura 68. *Ulvaria obscura*. A. Sección transversal de la lámina monostromática. B. Vista en superficie de la lámina con células ligeramente poligonales con plasto parietal conteniendo varios pirenoides. A-B: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

Ulvellaceae

Acrochaete Pringsheim

Acrochaete viridis (Reinke) Nielsen
Entocladia viridis Reinke

Fig. 69

Registrada epífita y también sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-11 m. Recolectada en enero y junio en estado vegetativo.

Esta especie forma filamentos uniseriados ramificados compuestos por células alargadas de 10-20 μm de longitud y 2-3 μm de diámetro. Presenta un cloroplasto parietal con un pirenoide. Los especímenes encontrados sobre el maërl se disponen rodeando las paredes celulares de las células epitalinas del maërl. Los especímenes gallegos presentan un diámetro inferior al indicado para las Islas Británicas e Irlanda (2-3 vs 3-5 μm , Brodie *et al.* 2007). Según Nielsen (comunicación personal), esta especie es común epífita de rodófitos infralitorales.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

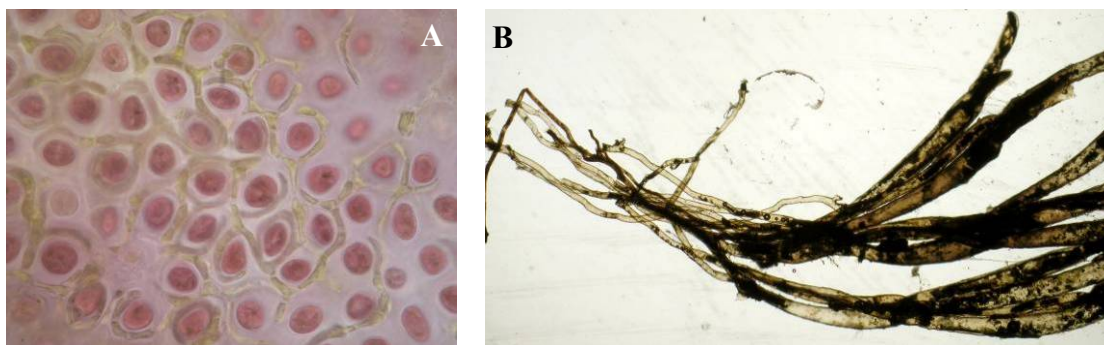


Figura 69. A. *Acrochaete viridis*. Vista en superficie con filamentos rodeando la pared de células epitalinas del maërl. **B. *Cladophora prolifera*.** Especimen con rizoides en la parte basal del talo. A: Islote Coroso (Ría de Arousa, -11 m); B: Faro Piedra Seca (Ría de Arousa, -20 m).

Ulvella P.L. Crouan & H.M. Crouan

Ulvella lens P.L. Crouan & H.M. Crouan

Pseudoulvella applanata Setchell & Gardner

Registrada epífita de *Ulva* spp. y también sobre maërl en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, hasta 17 m de profundidad. Recolectada de abril a octubre en estado vegetativo.

El material recolectado en las rías de Arousa y Vigo, representan primera y segunda cita provincial para A Coruña y Pontevedra, respectivamente (Bárbara *et al.* 2006a). Esta especie constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Cladophorales

Cladophoraceae

Chaetomorpha Kützinger

Chaetomorpha aerea (Dillwyn) Kützinger

Registrada epífita y también sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de las Rías Baixas, hasta 20 m de profundidad. Recolectada casi todo el año en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Chaetomorpha ligustica (Kützinger) Kützinger

Chaetomorpha mediterranea (Kützinger) Kützinger

Registrada epizoica y también sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia y Vigo en un intervalo de profundidad de 9-13 m. Recolectada en junio y septiembre en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

Cladophora Kützing

Cladophora albida (Nees) Kützing

Cladophora hamosa (Kützing) Kützing

Cladophora neesiorum (C. Agardh) Kützing

Registrada sobre maërl en fondos de maërl de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 4-16 m. Recolectada en junio y julio en estado vegetativo.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Cladophora hutchinsiae (Dillwyn) Kützing

Cladophora rectangularis (Griffiths ex Harvey) Harvey

Registrada sobre maërl, cascajo y guijarros en fondos de maërl y de cascajo mixtos con guijarros de casi todas las rías estudiadas, hasta 38 m de profundidad. Recolectada casi todo el año en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993), Arousa (Donze 1968) y Pontevedra (material de herbario de Miranda, Valenzuela 2001), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl del resto de rías, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Cladophora pellucida (Hudson) Kützing

Cladophora pseudopellucida Hoek

Cladophora trichotoma (C. Agardh) Kützing

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las rías de Arousa y Vigo, en un intervalo de profundidad de 11-20 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Cladophora prolifera (Roth) Kützing

Fig. 69

Registrada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 20 m de profundidad. Recolectada en diciembre en estado vegetativo.

Se trata de una especie de distribución meridional escasamente citada en Galicia (Bárbara *et al.* 2005a). Presenta unos característicos rizoides con constricciones anulares que rodean la parte basal formando un entramado de filamentos.

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Cladophora rhodolithicola Leliaert

Fig. 70

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y ocasionalmente de cascajo de las Rías Baixas hasta 28 m de profundidad. Recolectada todo el año en estado vegetativo con altos porcentajes de cobertura (hasta el 50%). Dada su alta cobertura a lo largo del año y su presencia en casi todas las rías con fondos de maërl, se considera uno de los elementos perennes más relevantes de la flora asociada al maërl de Galicia (Peña & Bárbara 2008b, 2010b).

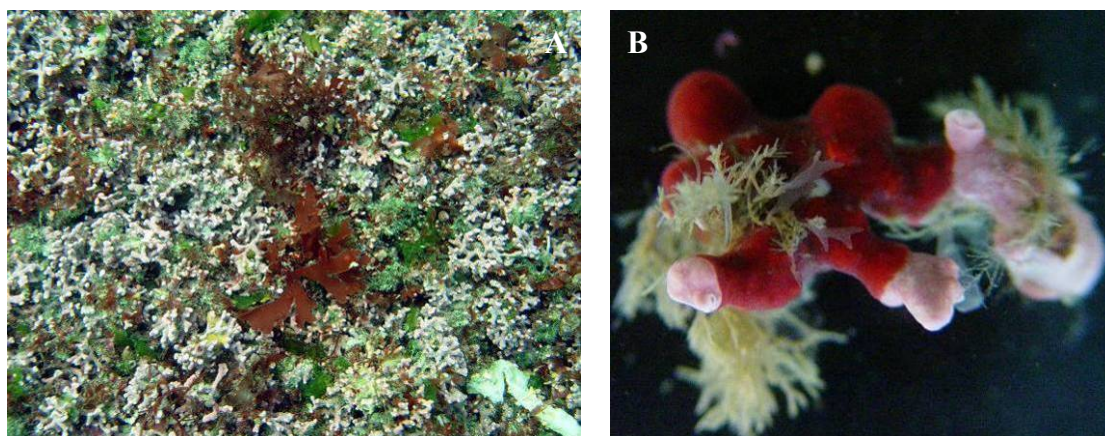


Figura 70. *Cladophora rhodolithicola*. A. Ejemplares sobre un fondo de maërl. B. Espécimen creciendo sobre maërl junto con *Cruoria cruoriaeformis*. A-B: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

La descripción de esta nueva especie aparece recogida en una de las publicaciones adjuntas (Leliaert *et al.* 2009). *Cladophora rhodolithicola* está restringida a fondos de maërl de Gales, Irlanda, Bretaña francesa y Galicia (aparte de un registro aislado en el intermareal en la costa asturiana) y ha sido confundida en la bibliografía con *C. rupestris*, tal como se pudo comprobar con los registros de la especie en Peña & Bárbara (2006a, 2008a,b).

Constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en la costa atlántica europea si se consideran los registros de esta especie en fondos de maërl de varias regiones de la costa atlántica europea (Leliaert *et al.* 2009) y que, probablemente, muchas de las citas de *C. rupestris* en el Atlántico europeo correspondan a *C. rhodolithicola*.

***Cladophora sericea* (Hudson) Kützing**

Cladophora glaulescens Griffiths *ex* Harvey

Cladophora balliana Harvey

Registrada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Pontevedra, a 16 m de profundidad. Recolectada en junio en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Pontevedra. También está presente en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

***Rhizoclonium* Kützing**

***Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützing**

Lola tortuosa (Dillwyn) Chapman

Chaetomorpha ligustica (Kützing) Kützing

Registrada epífita y sobre maërl en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa y Vigo en un intervalo de profundidad de 3-14 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Bryopsidales

Bryopsidaceae

Bryopsis Lamouroux

Bryopsis hypnoides Lamouroux

Registrada sobre cascajo en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Ferrol a 8 m de profundidad. Recolectada en septiembre en estado vegetativo.

De acuerdo con Brodie *et al.* (2007), *B. hypnoides* se caracteriza por presentar una ramificación helicoidal o irregular, frente a la ramificación dística de *B. plumosa*.

Novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh

Bryopsis arbuscula Lamouroux

Bryopsis rosae J. Agardh

Registrada sobre maërl y cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo de las Rías Baixas en un intervalo de profundidad de 2-14 m.

Novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. También aparece citada en los fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Codiaceae

Codium Stackhouse

Codium fragile subsp. fragile (Suringar) Hariot

Codium fragile subsp. *tomentosoides* (Van Goor) Silva

Codium mucronatum var. *tomentosoides* Van Goor

Registrada sobre maërl únicamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 4 m de profundidad. Recolectada en junio en estado vegetativo.

Esta especie alóctona constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de Galicia. No aparece citada en los fondos de maërl del resto de la costa europea atlántica y mediterránea.

Codium tomentosum Stackhouse

Codium dichotomum (Hudson) Setchell

Registrada sobre cascajo únicamente en un fondo de maërl mixto con cascajo de la Ría de Vigo a 11 m de profundidad. Recolectada en septiembre en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Donze 1968), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Vigo. No aparece registrada en fondos de maërl de la costa europea atlántica y mediterránea.

Codium vermilara (Olivi) Delle Chiaje

Registrada sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo y fondos de cascajo de las rías de Arousa y Aldán en un intervalo de profundidad de 11-24 m. Recolectada en febrero y junio en estado vegetativo.

Citada en fondos de maërl de la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004), constituye novedad para la flora asociada a fondos de maërl de la Ría de Aldán, y para los fondos de cascajo gallegos. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Derbesiaceae

Derbesia Solier

Derbesia marina (Lyngbye) Kjellman

Vaucheria marina Lyngbye

Registrada sobre cascajo en fondos de maërl mixtos con cascajo y fondos de cascajo de las rías de Pontevedra y Vigo en un intervalo de profundidad de 7-15 m. Recolectada en junio en estado vegetativo.

Novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa atlántica europea.

Derbesia tenuissima (Moris & De Notaris) P.L. Crouan & H.M. Crouan

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-20 m. Recolectada casi todo el año en estado vegetativo.

Novedad para la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

Ulotricales

Ulotrichaceae

Ulothrix Kützing

Ulothrix subflaccida Wille

Fig. 71

Registrada epífita y también sobre maërl y cascajo en fondos de maërl y de cascajo de las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un intervalo de profundidad de 3-18 m. Recolectada en diferentes épocas del año en estado vegetativo.

Novedad para la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo de Galicia. También está presente en fondos de maërl de la costa mediterránea europea.

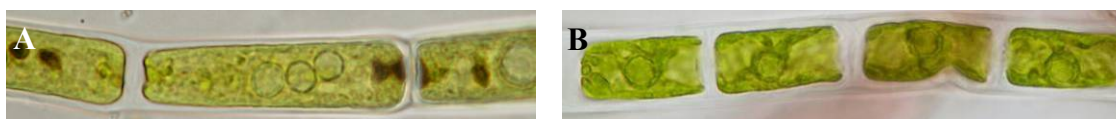


Figura 71. *Ulothrix subflaccida*. Filamentos uniseriados compuestos por células generalmente alargadas (<10 µm de diámetro). A-B: Islas Cíes (Ría de Vigo, -18 m).

MAGNOLIOPHYTA

Potamogetonales

Zosteraceae

Zostera Linnaeus

Zostera marina Linnaeus

Registrada en zonas de dicotomía junto a fondos de maërl y de cascajo de las rías de Viveiro y Arousa en un intervalo de profundidad de 2-5 m. Recolectada en enero y noviembre.

Esta fanerógama marina no se adscribe al conjunto de flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia. La presencia de praderas o parches de *Zostera marina* limítrofe con fondos de maërl en zonas someras aparece citada en otras regiones de la costa atlántica europea (Bosence 1980, Blunden *et al.* 1981).

B.-Clave de las especies costrosas.

Teniendo en cuenta las especies costrosas asociadas a los fondos de maërl y cascajo de Galicia registradas tanto en la presente tesis doctoral como en la bibliografía, el número de especies costrosas asciende a un total de 22 (excluyendo la fase *Hymenoclonium serpens stadium*, fase esporofítica de *Bonnemaisonia asparagoides*, que fue citada por Bárbara *et al.* (1999, 2004), pero cuestionada recientemente por Salvador (2009) tras el estudio del material de herbario). Dada la importancia de este grupo y la complejidad de las mismas, se ha elaborado esta clave basándose en las características morfológicas y anatómicas observadas en las poblaciones gallegas.

- 1a.-Talo costroso de color rojo. 2
- 1b.-Talo costroso de color pardo a oliváceo o amarillento. 13
- 2a.-Talo coriáceo, tetrasporocistes reunidos en conceptáculos. ***Hildenbrandia***
- 2a₁.- Tetrasporocistes zonados. ***H. crouaniorum***
- 2a₂.- Tetrasporocistes con división irregular. ***H. rubra***
- 2b.-Talo no coriáceo, tetrasporocistes no están reunidos en conceptáculos. 3
- 3a.-Talo más o menos adherido al sustrato, de espesor variable, compuesto por una capa basal de la cual parten filamentos erectos. La capa basal puede estar formada también por filamentos erectos con crecimiento horizontal. Filamentos erectos o parte de ellos están poco cohesionados entre sí. Rizoides ausentes. Células glandulares presentes o ausentes. Tetrasporocistes zonados o cruciados, en posición terminal, lateral or intercalar. 4
- 3b.-Talo más o menos adherido al sustrato, y generalmente compacto, compuesto por capas de células que decrecen en tamaño hacia la parte apical. Rizoides presentes o ausentes. Células glandulares presentes o ausentes. Cistolitos ausentes. 7
- 4a.-Tetrasporocistes cruciados, terminales. Talo de hasta 125 µm de espesor, muy adherido al sustrato aunque los filamentos erectos, de 7-15 µm de diámetro, no están cohesionados entre sí y son fáciles de separar aplicando presión. Células glandulares ausentes. Sólo tetrasporocistes presentes. Frecuente sobre maërl vivo.
- "Rhododiscus pulcherrimus"* (Atractophora hypnoides stadium)**
- 4b.-Tetrasporocistes cruciados a irregulares, intercalares. Talo de hasta 1 mm de espesor, compacto y muy adherido al sustrato aunque los filamentos erectos, de 4-6 µm de diámetro, están poco cohesionados entre sí hacia la parte apical.
- "Petrocelis cruenta"* (Mastocarpus stellatus stadium)**
- 4c.-Tetrasporocistes zonados, laterales. Células glandulares presentes o ausentes entre filamentos erectos. 5
- 5a.-Células glandulares presentes entre filamentos erectos poco ramificados, de 4-7 µm de diámetro. Solo tetrasporocistes presentes, 35-40 x 10-12 µm.
- "Cruoria rosea"* (Halarachnion ligulatum stadium)**
- 5b.-Células glandulares ausentes. Estructuras reproductoras sexuales y asexuales presentes. (6) ***Cruoria***
- 6a.-Talo de hasta 1.5 mm de espesor compuesto por filamentos erectos de 7-15 µm de diámetro, compactos pero fácilmente separables entre sí en la parte apical. Tetrasporocistes de hasta 285 x 65 µm. ***C. pellita***
- 6b.-Talo de hasta 300 µm de espesor compuesto por filamentos erectos de 5-8 µm de diámetro, fácilmente separables aplicando presión. Tetrasporocistes de hasta 75 µm x 20 µm. ***C. cruoriaeformis***

7a.-Talo espeso y firme, muy adherente al sustrato, sin rizoides, formado por filamentos ramificados curvados, inicialmente casi postrados, de hasta 15 µm de diámetro. Tetrasporocistes zonados dispuestos en nematecios no elevados.

"Haematocelis rubens" (*Schizymenia dubyi stadium*)

7b.-Talo con cordón central de células axiales de las cuales parten filamentos corticales dorsales y ventrales. Células glandulares presentes. Glóbulos oleosos conspicuos en la superficie del talo. Rizoides multicelulares presentes o ausentes. 8

7c.-Talo compuesto de una capa basal (hipotalo) y filamentos ascendentes (peritalo). Filamentos basales por debajo del hipotalo ausentes. Células glandulares ausentes. Rizoides unicelulares presentes. (9) *Peyssonnelia*

8a.-Rizoides ausentes, superficie del talo agrietada cuando está seca.

"Haematocelis fissurata" (*Sphaerococcus coronopifolius stadium*)

8b.-Rizoides multicelulares frecuentes, superficie del talo no agrietada cuando está seca.

Contarinia peyssonneliaeformis

9a.-Talo tipo "*atropurpurea*" consistente en un peritalo que surge del hipotalo en ángulo muy agudo (<30°). **P. atropurpurea**

9b.-Talo tipo "*rubra*" consistente en un peritalo que surge del hipotalo en ángulo >60°. 10

10a.-Talo muy adherente, hipotalo poliflabelado (vista en superficie de la parte ventral). 11

10b.-Talo muy adherente o con márgenes libres. Hipotalo no poliflabelado (vista en superficie de la parte ventral). Estructuras reproductoras inmersas o elevadas. 12

11a.-Talo adherente, sólido, filamentos del peritalo cohesionados, pseudodicotómicamente ramificados, 5-12.5 µm de diámetro. Células del hipotalo con forma de bota. Cadenas de 2-4 carposporocistes. Paráfisis asociadas a carposporocistes y tetrasporocistes no ramificadas. Tetrasporocistes terminales. **P. dubyi**

11b.-Filamentos del peritalo fácilmente separables, a veces pseudodicotómicamente ramificados, (2.5) 5-10 µm de diámetro. Células del hipotalo con forma de bota. Cadenas ramificadas de al menos 9 carposporocistes laterales a filamentos del peritalo. Paráfisis asociadas a carposporocistes y tetrasporocistes ramificadas o no. Tetrasporocistes terminales o laterales. **P. armorica**

12a.-Talo muy adherente, superficie con estrias radiales. Rizoides con inserción en el extremo anterior de células del hipotalo, éstas con forma de bota. Estructuras reproductoras inmersas con paráfisis asociadas no ramificadas. Cadenas de 2-3 (4) carposporocistes, cada uno de 20-25 µm de diámetro. Tetrasporocistes iniciales con apariencia zonada. **P. immersa**

12b.-Talo con márgenes libres, superficie con o marcas radiales o bandas concéntricas oscuras y pálidas alternas. Rizoides con inserción en la parte central de células del hipotalo, éstas con forma de bota. Estructuras reproductoras elevadas, con paráfisis asociadas no ramificadas a ocasionalmente ramificadas en nematecios de tetrasporocistes. Cadenas de 2-3 carposporocistes, cada uno de 25-50 µm de diámetro. **P. harveyana**

13a.-Talo membranoso a subcoriáceo, parenquimatoso compuesto por células medulares no pigmentadas. Rizoides multicelulares. Cistes uniloculares sólo presentes. Ascocistes ausentes.

"Aglaozonia parvula" (*Cutleria multifida stadium*)

13b.-Talo compuesto por una capa basal monostromática a distromática de la cual parten filamentos erectos. 14

14a.-Sólo cistes uniloculares presentes, acompañados de paráfisis multicelulares. Textura esponjosa. Rizoides ausentes. Ascocistes presentes.

"Microspongium gelatinosum" (*Scytosiphon lomentaria stadium*)

14b.-Cistes uniloculares y pluriloculares presentes, terminales. Rizoides ausentes o presentes. Ascocistes presentes o ausentes. 15

14c.-Sólo cistes pluriloculares multiseriados presentes, sésiles o pedicelados. Filamentos, ramificados o no, firmemente cohesionados o fácilmente separables bajo presión. Rizoides presentes o ausentes. Ascocistes y pelos presentes o ausentes. 16

15a.-Talo firme, subcoriáceo compuesto por filamentos muy cohesionados, generalmente sin rizoides. Cistes uniloculares sésiles y pluriloculares terminales uniseriados o parcialmente biseriados. Paráfisis únicamente asociadas a cistes uniloculares. Ascocistes ausentes.

Stragularia clavata

15b.-Talo gelatinoso compuesto por filamentos fácilmente separables aplicando presión. Rizoides multicelulares presentes. Cistes uniloculares y pluriloculares terminales. Cistes uniloculares sin paráfisis asociadas. Ascocistes intercalares o terminales, presentes o ausentes.

Petroderma maculiforme

16a.-Filamentos no ramificados, firmemente cohesionados. Ascocistes no pigmentados muy poco frecuentes, pelos ausentes. Rizoides generalmente ausentes. Cistes pluriloculares bi- a multiseriados con lóculos divididos por tabiques rectos. ***Pseudolithoderma roscoffense***

16b.-Filamentos ocasionalmente ramificados y fácilmente separables bajo presión. Rizoides presentes o ausentes. Ascocistes frecuentes y pelos presentes. 17

17a.-Rizoides ausentes. Cistes pluriloculares largos (<80 µm), sésiles o pedicelados. Especie generalmente epífita. ***Phycocelis foecunda***

17b.-Rizoides presentes o ausentes. Cistes pluriloculares cortos (<40 µm).

Symphyocarpus strangulans

C.- Comentarios florísticos.

En el presente estudio de tesis se han registrado 227 especies (o 233 táxones infraespecíficos si se tiene en cuenta variedades y estadíos de especies con ciclos de vida heteromórficos) asociadas a los fondos de maërl y cascajo de Galicia: 10 Cyanophyta, 158 Rhodophyta, 34 Ochrophyta y 25 Chlorophyta. Se han encontrado 8 especies heteromórficas (*Atractophora hypnoides*, *Asparagopsis armata*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *B. hamifera*, *Cutleria multifida*, *Halarachnion ligulatum* y *Scytosiphon lomentaria*) asociadas a los fondos de maërl y cascajo de Galicia. Únicamente en 5 especies (*A. armata*, *C. multifida*, *H. ligulatum* y *S. lomentaria*) se han encontrado ambas fases, gametofítica y esporofítica. La fanerógama *Zostera marina* no se incluyó como flora asociada ya que se ha recolectado en zonas de transición a fondos de maërl y de cascajo.

Un total de 133 (135 táxones infraespecíficos) fueron comunes a fondos de maërl y cascajo: 2 Cyanophyta, 98 Rhodophyta, 19 Ochrophyta y 14 Chlorophyta. Sólo en fondos de maërl han sido detectadas 89 especies (91 táxones infraespecíficos): 8 Cyanophyta, 56 Rhodophyta, 14 Ochrophyta y 11 Chlorophyta. Otras 7 especies se recolectaron únicamente asociadas a fondos de cascajo: *Aphanocladia stichidiosa*, *Chrysomenia wrightii*, *Gelidium pulchellum*, *Lomentaria hakodatensis*, *Polysiphonia fibrata*, *Hinckesia granulosa* y *Punctaria latifolia*, aunque *G. pulchellum* y *H. granulosa* aparecen citadas para los fondos de maërl de Galicia (Donze 1968, Otero Schmitt 1993) y del resto de la costa atlántica europea. Asimismo, *Aphanocladia stichidiosa* fue citada en fondos de maërl del Mediterráneo. En ambos tipos de fondos (maërl y cascajo), Rhodophyta constituye el grupo dominante (158), seguido de Ochrophyta (34) y Chlorophyta (25). Todos los grupos taxonómicos muestran una distribución en profundidad bastante amplia, destacando Rhodophyta y Ochrophyta por alcanzar una mayor cota profundidad en la Ría de Arousa (-40 m aproximadamente, Tab. 6).

Tabla 6. Intervalos de profundidad obtenidos para cada grupo taxonómico en cada ría asociado a fondos de maërl y cascajo: rías de Ferrol, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo.

	Ferrol	Muros-Noia	Arousa	Pontevedra	Aldán	Vigo
Cyanophyta	8	4-13	1-26	4-17	2	4-18
Rhodophyta	5-21	2-25	1-41	2-26	1-24	2-28
Ochrophyta	4-18	2-16	1-34	2-24	1-7	2-25
Chlorophyta	5-20	2-16	1-38	3-17	1-24	2-28
Profundidad total (m)	4-21	2-25	0-41	2-26	1-24	2-28

En cuanto al número de especies registradas por ría (Tab. 7), el sector de las Rías Baixas destaca por su elevada riqueza específica asociada a fondos de maërl y cascajo. En cambio, las

rías septentrionales son mucho menos diversas. La Ría de Arousa alberga el mayor número de especies (197), seguida de la Ría de Vigo (175) y la Ría de Pontevedra (153). Estos resultados guardan relación con el tamaño de las rías y el área ocupada y rango de profundidad de los fondos de maërl y cascajo en cada una de ellas (Peña & Bárbara 2009). En concreto, para áreas específicas tales como el Parque Nacional Islas Atlánticas (abarca las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, Peña & Bárbara 2006a) o Isla Benencia (Ría de Arousa, Peña & Bárbara 2008b) ya habían sido observadas más de un centenar de especies asociadas.

Tabla 7. Resumen del número de especies registradas en las rías gallegas en ambos tipos de fondos (maërl y cascajo): rías de Ferrol, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra, Aldán y Vigo.

	Ferrol	Muros-Noia	Arousa	Pontevedra	Aldán	Vigo
Cyanophyta	1	3	10	2	1	5
Rhodophyta	61	71	144	119	61	128
Ochrophyta	9	10	24	21	9	23
Chlorophyta	6	8	19	11	7	19
Total	77	92	197	153	78	175

Algunas de las especies observadas presentan interés corológico. El clorófito *Cladophora rhodolithicola* fue descrito recientemente para los fondos de maërl del Atlántico europeo a partir de material procedente de Galicia y de otras regiones septentrionales (Leliaert *et al.* 2009). La detección de los rodófitos alóctonos *Chrysomenia wrightii* y *Dasya sessilis* también conforman aportaciones florísticas importantes para la costa atlántica europea (Peña & Bárbara 2006b, Bárbara *et al.* 2008). A nivel peninsular, los rodófitos *Atractophora hypnoides* (en fase *Rhododiscus pulcherrimus stadium*), *Peyssonnelia immersa* y los feófitos *Petroderma maculiforme*, *Phycocelis foecunda*, *Pseudolithoderma roscoffense* y *Scytosiphon lomentaria* (en fase *Microspongium gelatinosum stadium*), todos con morfología costrosa, constituyen nuevas citas (Peña & Bárbara 2010a). El rodófito *Peyssonnelia armorica* es nueva cita para la costa atlántica de la Península Ibérica. Los rodófitos *Aglaothamnion feldmanniae*, *Peyssonnelia harveyana* y *Poysiphonia fibrata* son novedades para el noroeste peninsular (Bárbara *et al.* 2009a, Peña & Bárbara 2010a). Asimismo, el registro de *Calosiphonia vermicularis* cubre el vacío corológico existente en el noroeste peninsular. Por último, los rodófitos *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *Antithamnion villosum*, *Bonnemaisonia hamifera* (en fase *Trailliella intricata stadium*), *Ceramium tenuicorne*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Dudresnaya verticillata*, *Pterosiphonia ardreana*, *Spyridia griffithsiana*, los feófitos *Carpomitra costata*, *Liebmannia leveillei* y *Sphacelaria rigidula* y el clorófito *Ulvella lens* aportan primeras y segundas citas provinciales (Bárbara *et al.* 2005b, 2006a).

Dentro de la flora asociada a fondos de maërl de Galicia, son destacables los rodófitos *Cruoria cruoriaeformis*, *Halarachnion ligulatum* (*Cruoria rosea stadium*), *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Atractophora hypnoides* (*Rhododiscus pulcherrimus stadium*) y el clorófito *Cladophora rhodolithicola*. Se tratan de especies que, dada su escasez o ausencia en otro tipo de fondos marinos, parecen confinadas a este tipo de hábitats (Maggs 1983, Maggs & Irvine 1983, Maggs *et al.* 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Rico & Guiry 1997, Leliaert *et al.* 2009). Por otra parte, se han observado otras especies que a pesar de que algunas no son exclusivas de este tipo de fondos, su extensa distribución en las rías en un amplio rango batimétrico y la elevada cobertura que pueden alcanzar, las hacen muy características. Éstas son los rodófitos *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaothamnion tenuissimum*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chondria dasyphylla*, *C. scintillans*, *Chondracanthus acicularis*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cryptopleura ramosa*, *Erythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halurus flosculus*, *Heterosiphonia japonica*, *H. plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Kallymenia reniformis*, *Jania rubens*, *Nitophyllum punctatum*, *Peyssonnelia armorica*, *P. dubyi*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Pleonosporium borneri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia elongata*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Sphondylothamnion multifidum* y *Spermothamnion repens*, los feófitos *Cutleria multifida* (en fase *Aglaozonia parvula stadium*), *Dictyota dichotoma* y los clorófitos *Chaetomorpha aerea*, *Cladophora hutchinsiae*, *Derbesia tenuissima*, *Ulvaria obscura* y *Ulva rigida*.

Por otra parte, un total de 14 especies alóctonas fueron detectadas en fondos de maërl y cascajo de Galicia: 10 Rhodophyta, 3 Ochrophyta y 1 Chlorophyta. Dos rodófitos, *Lomentaria hakodatensis* y *Chrysomenia wrightii*, aparecieron únicamente en fondos de cascajo. La abundancia de especies alóctonas guarda relación con el desarrollo de la acuicultura en estas rías, considerada uno de los vectores más probables de introducción para el caso de varias especies registradas (Sjötun *et al.* 2008, Bárbara *et al.* 2008, 2009b). La incidencia de estas especies no nativas ha sido analizada en el capítulo acerca del estado de conservación de los fondos de maërl de la presente tesis doctoral.

Teniendo en cuenta las especies contempladas en la bibliografía, la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de las rías gallegas alcanza un total de 259 especies (o 267 táxones infraespecíficos teniendo en cuenta variedades y estadios de especies con ciclos de vida heteromórficos): 11 Cyanophyta, 177 Rhodophyta, 39 Ochrophyta y 32 Chlorophyta. La Ría de Arousa contiene más del 90% de especies asociadas a fondos de maërl y cascajo (232 especies,

Tab. 8) seguida de la Ría de Vigo (180) y las rías de Pontevedra y Aldán (165). Respecto al número de especies observadas únicamente en fondos de cascajo (excluyendo *G. pulchellum* y *H. granulosa* por estar citadas sobre maërl en la bibliografía), el número total de especies asciende a 6 junto con *Ostreobium queketti* citado únicamente sobre cascajo en la bibliografía (Miranda 1934).

Tabla 8. Número de especies que albergan los fondos de maërl y cascajo de las rías de Galicia basándose en la presente tesis doctoral y en la bibliografía.

	Ferrol	Muros-Noia	Arousa	Pontevedra y Aldán	Vigo	Total
Cyanophyta	1	3	11	2	5	11
Rhodophyta	59	84	165	128	128	177
Ochrophyta	9	14	31	20	26	39
Chlorophyta	6	11	25	15	21	32
Total	75	112	232	165	180	259

Tras comparar el número de especies registradas en el presente estudio (227 especies) con el obtenido tras añadir los datos de referencia (259 especies), se obtiene un total de 32 especies de la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo de Galicia que no se han detectado en la presente tesis doctoral. Sin embargo, el desglose de estos resultados por rías (Tab. 9), denota un importante incremento del conocimiento de la flora asociada conocida a este tipo de fondos en las rías gallegas en los últimos años. Hay que destacar que estos datos comparativos entre la flora asociada citada en la bibliografía y la flora asociada actual varían considerablemente a los aportados en Peña & Bárbara (2008a). Esto se debe a que en esta publicación se incluyó como antecedente bibliográfico un estudio anterior propio elaborado durante la presente tesis doctoral (Peña & Bárbara 2006a).

Tabla 9. Comparativa entre el número de especies que componen la flora asociada a fondos de maërl y cascajo de Galicia proporcionada por la bibliografía (B) y la actual obtenida en la tesis (A). Referencias empleadas para cada ría: Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Ría de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2002, 2004), Ría de Pontevedra y Aldán (Hamel 1928, Miranda 1934, 1936, Valenzuela 2001) y Ría de Vigo (Seoane-Camba 1960, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Niell 1970, BIOMAERL Team 1999). Para la Ría de Ferrol no se han encontrado antecedentes de flora.

	Ferrol		Muros-Noia		Arousa		Pontevedra y Aldán		Vigo		Total	
	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A
Cyanophyta	-	1	-	3	3	11	1	2	-	5	3	11
Rhodophyta	-	59	31	84	110	165	17	128	22	128	120	177
Ochrophyta	-	9	7	14	22	31	3	20	3	26	23	39
Chlorophyta	-	6	3	11	14	25	2	15	2	21	16	32
Total	-	75	41	112	149	232	23	165	27	180	162	259

**D.- Distribución de las especies asociadas a los fondos de maërl y cascajo por rías,
sustratos y meses del año.**

A continuación se presenta un listado alfabético (Tab. 10) de especies y táxones infraespecíficos asociados a fondos de maërl y cascajo de Galicia registrados en la presente tesis doctoral. En él se detalla la distribución de especies por rías y profundidad, tipo de fondo, sustrato y época del año.

Tabla 10. Listado alfabético de la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo de Galicia registrados en la presente tesis doctoral. Fondo donde se recolectó la muestra (M: fondos de maërl; C: fondos de cascajo; P: guijarros, F: fango), sustrato (m: maërl; c: cascajo; p: guijarros; e: epífita; z: epizoica; en: endozoica; pa: parásito) y meses del año (enero-diciembre; +: presencia; *: cobertura >10%).

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
Cyanophyta																						
<i>Brachytrichia lloydii</i>					4				M	m											+	
<i>Calothrix scopulorum</i>					4				M	c											+	
<i>Dermocarpella prasina</i>			8	4-13	6-26	6-8		6-18	M,C	m,c		+	+		+	+	+	+	+			
<i>Hyella caespitosa</i>				4-6	1-23	4-17	2	4-18	M,C	en,m,c		+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Leptolyngbya battersii</i>					4				M	e											+	
<i>Lyngbya confervoides</i>				13	6				M	m,e						+						
<i>Lyngbya majuscula</i>					3			5	M	m,e			+								+	
<i>Spirocoleus fragilis</i>					5				M	c		+										
<i>Xenococcus pyriformis</i>					13			4	M	m,e									+		+	
<i>Xenococcus schousboei</i>					4			18	M	m									+		+	
Rhodophyta																						
<i>Acrosorium ciliolatum</i>	25	6-11	7	8-13	2-34	6-16	2-7	4-20	M,C	m,c,e			+		*	*	+	+	+	+	+	+
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i>		8-21			14	7-12		4-17	M,C	m,c,e	+	+	+		+	+			+		+	
<i>Aglaothamnion feldmanniae</i>								5-23	M,C	m,c,e									+			
<i>Aglaothamnion hookeri</i>				8-13	4-14	14		4-17	M,C	m,c,e	+	+				+		+	+		+	
<i>Aglaothamnion pseudobyssoisoides</i>				8	1-14	4-12		2-14	M,C	m,c,e,p		+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i>			5-8	5-12	1-20	4-16		2-23	M,C	m,c,e,p	+	+	*	+	*	*	+	+	+		+	+
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i>					12-20			11	M	m,e					+	+						

Capítulo 2: Estudio florístico de los fondos gallegos de mañri y cascajo.

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Ahnfeltia plicata</i>					5				M	p						+						
<i>Ahnfeltiopsis devoniensis</i>			9		1-16	9-16	2-6	4-8	M,C	m,c,p		+	+	+		+	+				+	
<i>Anotrichium furcellatum</i>			8-21	6-13	2-34	4-16	4-7	2-17	M,C	m,c,e,z,p		+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Antithamnion cruciatum</i>					3-20	6-14		4	M	m,c,e	+		+		+	+	+	+		+	+	
<i>Antithamnion villosum</i>			8		3-13	6		8-14	M,C	m,c,e,z						+	+		+			
<i>Antithamnionella spirographidis</i>					6-18	9		6-23	M,C	m,c,e,z		+		+	+	+	+		+			+
<i>Antithamnionella ternifolia</i>	7		5-21	7-16	1-20	2-13	1-7	2-18	M,C	m,c,e	+	+	+	+	+	*	+	*	+		+	+
<i>Aphanocladia stichidiosa</i>			18						C	z									+			
<i>Apoglossum ruscifolium</i>			8-18		1-26	6-16	4	4-18	M,C	m,c,e			*	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Asparagopsis armata</i>					3-19	10-14	2-24		M,C	m,c,e		+				+					+	
<i>Falkenbergia rufolanosa stadium</i>	7	25		5-8	1-20	2-16	2-24	4-23	M,C	m,c,e	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+
<i>Atractophora hypnoides (Rhododiscus pulcherrimus stadium)</i>			18	13	1-20	6-20		4-27	M,C	m,c,p	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Boergeseniella fruticulosa</i>			6	7-16	1-18	4-20	1-7	4-18	M,C	m,c,e	+	+	+	+	+	+	*	*	+	+	*	*
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i>					2-20	9-16		8-18	M,C	m,c		+		+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Bonnemaisonia clavata</i>					3-20				M	m,c					+	*	+	+	+			
<i>Bonnemaisonia hamifera (Trailliella intricata stadium)</i>					3-41	9-14		4-15	M	m,c,e		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Bornetia secundiflora</i>					2-8				M	m											+	
<i>Brongniartella byssoides</i>			8	7-10	2-26	3-14	7	4-28	M,C	m,c,e	+	+	+	*	*	*	+	+	+	+	+	+
<i>Calliblepharis ciliata</i>			9-18	10	2-20	4-13		4-16	M,C	m,c,z	+	*	*	+	*	*	*	*	*		+	*
<i>Calliblepharis jubata</i>			8-18	7-10	1-26	6-16	3-7	4-18	M,C	m,c	*	*	*	+	*	*	*	*	*	+	+	*
<i>Callithamnion corymbosum</i>						8		13	M	m,e						+			+			
<i>Callithamnion tetragonum</i>				13	4-19	8-16	2	4-17	M,C	m,c,e		+			+	+	+		+			+

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Callithamnion tetricum</i>					3				M	m		+										
<i>Callophyllis laciniata</i>			8-21	5-13	2-41	4-16	7	4-18	M,C	m,c	+	+	+	+	*	*	*	*	*	*	*	+
<i>Calosiphonia vermicularis</i>					10			14	M	c						+	+					
<i>Ceramium callipterum</i>					8-18			17	M	m,c		+			+	+			+			
<i>Ceramium ciliatum</i>					4-8	13		9-11	M,C	m,c						+			+		+	
<i>Ceramium cimbricum</i>	7				11				M,C	m,e	+					+			+			
<i>Ceramium echionotum</i>			6	4-13	1-16	7-16	6-7	2-24	M,C	m,c,e	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Ceramium secundatum</i>			6-8		4-20	2-13	4	2-18	M,C	m,c,e		+		+	+	*	+	+	+			+
<i>Ceramium tenuicorne</i>			6-8	7-13	3-11	6-13		4-12	M,C	m,c,e						+	+	+	+			
<i>Champia parvula</i>				6-10	1-20	2-11	4-7	2-17	M,C	m,c		+	+	+	*	+	+		*	+	+	+
<i>Chondracanthus acicularis</i>				5	1-14	9-16		4-14	M,C	m,c		+	+		+	+	+	+	+	+	*	+
<i>Chondracanthus teedei</i>					3-5	6-16		4-9	M,C	m,c		+	+	+	+	*	+	+		+	+	
<i>Chondracanthus teedei</i> var. <i>lusitanicus</i>					11				M	c						+						
<i>Chondria capillaris</i>					3				M	m							+					
<i>Chondria coerulescens</i>				4-8	1-20	13-14		2-18	M,C	m,c,p		+	+			*	+	+	+	+	+	+
<i>Chondria dasyphylla</i>				7	3-14	2-11	1-4	2-23	M,C	m,c		+	+		+	*	+	+	+	+		
<i>Chondria scintillans</i>				6-10	2-20	4-16	6-7	4-13	M	m,c	+	+	+	*	*	*	*	+	*		+	+
<i>Chrysomenia wrightii</i>					9-14				C-P	p									+	+		
<i>Chylocladia verticillata</i>				8	3-11	3		4-5	M	m,c		+		+	+	+	+					
<i>Colaconema caespitosum</i>					11			4	M	m,e				+							+	
<i>Colaconema daviesii</i>					3-18	9-16		2-14	M,C	e			+	+		+	+	+	+		+	+
<i>Colaconema naumannii</i>			-		4				M	e											+	
<i>Compsothamnion thuyoides</i>			8-21	11-13	3-26	6-16	7	4-18	M,C	m,c,e	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+

Capítulo 2: Estudio florístico de los fondos gallegos de mañri y cascajo.

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Contarinia peyssonneliaeformis</i>			8-10					14	M,C	e							+		+			
<i>Corallina elongata</i>					1-15	6-16	2	4-12	M	m,c	+	*	+		+	+	*	+	+	+	*	+
<i>Corallina officinalis</i>					3-11	6			M	m			+					+			+	
<i>Cordylecladia erecta</i>				5	12	7		14	M	m,c		+				+	+					
<i>Crouania attenuata</i>						14			M	c						+						
<i>Cruoria cruoriaeformis</i>			11	6-20	1-26	3-21		4-24	M,C	m,c,p	+	+	+	*	+	*	+	*	*	+	*	*
<i>Cryptonemia lomation</i>					7				M	m							+					
<i>Cryptopleura ramosa</i>	25		6-21	4-13	3-26	2-21	2-7	4-23	M,C	m,c,e	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Dasya hutchinsiae</i>				13	4-13	6-16		8-18	M,C	m,c,e			+			+			+			+
<i>Dasya ocellata</i>					4-14	9		5	M	m,c		+	+	+				+			+	
<i>Dasya sessilis</i>			9-18		2-13	4-8	7	2-9	M,C	m,c,e,z		+				*	+	+	*		*	
<i>Dilsea carnosa</i>					3				M	m			+									
<i>Drachiella spectabilis</i>					3-20			4-10	M	m		+		+	+		+	+	+			+
<i>Dudresnaya verticillata</i>				8-13	9-15	13		4-18	M	m,c						+	+	+	+			
<i>Erythrogloussum laciniatum</i>			8-21	5-7	1-34	6-20	6-7	4-23	M,C	m,c		+	+	+	*	*	*	+	+	+	+	+
<i>Erythrogloussum lusitanicum</i>			6	13	2-20	6-16		4-18	M,C	m,c	+	+	+	+	*	*	+	+	+	+	+	+
<i>Erythrotrichia carnea</i>			8		3-15	2-14		2-18	M,C	m,c,e			+		+	+	+	+	+		+	
<i>Gastroclonium ovatum</i>					8				M,C	m,e						+					+	
<i>Gastroclonium reflexum</i>					4-20	9-13		4-15	M	m,c			+	+	+	+	+		+		+	
<i>Gayliella flaccida</i>	25		9	7	1-20	4-13		2-17	M,C	m,c,e	+	+	+	+	*	*	+	*	*	+	+	+
<i>Gelidiella calcicola</i>			18	2-20	1-41	2-26	1-7	4-28	M,C	m,c	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Gelidiocolax margaritoides</i>					13	6		6	M	pa						+						+
<i>Gelidium crinale</i>					3				M	c												+

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Gelidium maggsiae</i>				2-20	1-20	4-20	3-7	4-28	M,C	m,c	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Gelidium pulchellum</i>								5	C	p												
<i>Gelidium pusillum</i>				6	3-13	11		6-12	M,C	m,c		+				+			+	+	+	+
<i>Gelidium spinosum</i>					4-5	12-26		6-8	M	m,c						+					+	+
<i>Gigartina pistillata</i>					5	7			M	c						+						
<i>Gloiocladia repens</i>			13-18						M,C	c,p									+			
<i>Gracilaria gracilis</i>	7	25	5-16	2-16	1-20	2-20	1-6	2-28	M,C	m,c,p	+	*	+	+	+	*	*	+	*	+	*	*
<i>Gracilaria multipartita</i>			6-20	6	1-26	2-16	2-7	4-18	M,C	m,c,p	+	*	+	+	+	*	*	*	*	+	+	*
<i>Griffithsia schousboei</i>					2-26	9		4-17	M,C	m,c,z	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>					2-12	7	4-7		M,C	m,c,p		+				+				+	+	+
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i>					4	7			M	p						+	+					
<i>Halarachnion ligulatum</i>				7-8	3-14	13		4-18	M,C	m,c			+	+	+	+						
<i>Cruoria rosea stadium</i>					2-20	6-7		4-15	M	m,c	+	+			+	+		+			+	
<i>Halurus flosculosus</i>			12-18	7-13	1-26	4-26	4-6	4-18	M,C	m,c	+	+	+	+	*	+	*	+	*	+	+	+
<i>Halymenia latifolia</i>					8-26	13		8-18	M	m,c					+	*	+	+	+			
<i>Haraldiophyllum bonnemaisonii</i>					4-22	4		5-17	M,C	m,c,e		+	+	+	+	+	+		*			
<i>Herposiphonia secunda</i>					3-5			8-13	M	m,c						+	+	+			+	
<i>Herposiphonia tenella</i>					5				M	m		+										
<i>Heterosiphonia japonica</i>			6-18	4-13	1-38	4-16	4-6	2-25	M,C	m,c,e,z	+	+	*	*	*	*	*	*	*	*	+	+
<i>Heterosiphonia plumosa</i>	25		9-21	7-13	2-20	4-16	7	4-23	M,C	m,c,p,z	+	+	*	+	+	*	+	*	+		+	+
<i>Hildenbrandia crovaniorum</i>					2-4	7-13			M	p		+				+					+	
<i>Hildenbrandia rubra</i>				2	3	6			M	p		+					+				+	
<i>Hypnea musciformis</i>					4-14	9		2-12	M,C	m,c		+			+	+	+		+			

Capítulo 2: Estudio florístico de los fondos gallegos de mañri y cascajo.

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>			9	7-13	1-26	2-26	1-7	2-23	M,C	m,c,p,e	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Jania longifurca</i>					3-5			5	M	m,c			+			+	+					
<i>Jania rubens</i>					1-20	6-14	2-7	3-11	M	m,c,p	+	*	*	+	+	*	+	+	*		*	
<i>Jania rubens</i> var. <i>corniculata</i>								4	M	m							+					
<i>Kallymenia reniformis</i>			16-20	7-10	2-26	6-16		2-17	M,C	m,c,z		+	*	*	*	*	*	*	*	+	+	
<i>Laurencia pyramidalis</i>					4-14		6		M	m,c		+				+	+			+	+	
<i>Lithophyllum incrustans</i>			16-21	4-6	2-14	6-17	1-6		M,C	c,p		+	+			+	+			+	+	
<i>Lomentaria articulata</i>					3				M	e					+							
<i>Lomentaria clavellosa</i>			8-18	8	3-20	4-14	4	3-18	M,C	m,c		+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Lomentaria hakodatensis</i>					3-5				C	c		+										
<i>Melobesia membranacea</i>					3-14	14-16		6-15	M	e					+	+	+	+			+	
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	25		15-21	6	1-16	4-16	3	4-19	M,C	m,c,p,e	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>Microcladia glandulosa</i>					2-20	13		6	M	m,c	+	+	+		+	+	+			+	+	
<i>Monosporus pedicellatus</i>					2-15	6		4-8	M	m,c	+	+	+		+	+	+	+	+		+	
<i>Myriogramme minuta</i>					1-26			4-23	M,C	m,c	+				+	+	+	+	+	+	+	
<i>Neosiphonia harveyi</i>					2-5	2-7		2-9	M,C	m,c,e			+	+		+	+		+			
<i>Nitophyllum punctatum</i>					2-11	6-13	4	2-5	M,C	m,c,e	+	+	*	+	*	+	+	+	+		+	
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i>					1-8	6	7	4	M	m,c	+	+				+	+	+			+	
<i>Osmundea pinnatifida</i>					2-4	2-9	2-7	4-12	M,C	m,c		+			+	+	+				+	
<i>Peyssonnelia armorica</i>			9-20	7-9	1-20	6-19	1-7	4-18	M,C	m,c,p,z	+	*	+		+	+	*	+	+	+	+	
<i>Peyssonnelia atropurpurea</i>				14	2-6	2-12	3	6-14	M,C	m,c		+			+	+	+		+		+	
<i>Peyssonnelia dubyi</i>	25		6-20	2-20	1-20	4-26	2-7	4-20	M,C	m,c,p	+	*	+	+	+	*	+	+	*	+	+	
<i>Peyssonnelia harveyana</i>				2-13	1-26	4-21		4-27	M,C	m,c,p	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Peyssonnelia immersa</i>					2-12	8-26		4-18	M,C	m,c	+				+	*		+	+		+	+
<i>Phyllophora crispa</i>					8-11	6			M	m,c						+	+				+	
<i>Pleonosporium borrii</i>			18-21	8-13	3-20	7-16		4-23	M,C	m,c		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Pleonosporium flexuosum</i>					4-13	13-14	7	4-18	M,C	m,c		+	+		+	+	+	+	+		+	+
<i>Plocamium cartilagineum</i>			9	6-16	1-41	3-16	1-7	4-28	M,C	m,c,e,z	+	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Plocamium raphelisanum</i>			9					14	M,C	c												
<i>Polymeura bonnemaisonii</i>			12	20	8-34	6-9	4	4-9	M,C	m,c		+	*	+	+	*	*	+	+			+
<i>Polysiphonia atlantica</i>					3	7-9		2-18	M,C	m,c		+				+		+	+			
<i>Polysiphonia brodiei</i>				7	11-13		4	2-18	M,C	m,c		+		+		+						
<i>Polysiphonia caespitosa</i>						3		5	M,C	m,p						+			+			
<i>Polysiphonia denudata</i>			9-16					9	M,C	c,e									+			
<i>Polysiphonia elongata</i>	25			2-8	2-20	2-16		5-17	M,C	m,c,p,z		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Polysiphonia fibrata</i>			6						C-F	e									+			
<i>Polysiphonia fucoides</i>					2-8		2		M	c		+				+					+	
<i>Polysiphonia nigra</i>				7	8		7	8	M	m,c		+		+		+			+			
<i>Polysiphonia stricta</i>			6-18	6-13	1-20	4-16	4-7	2-24	M,C	m,c,p,z,e		+		+	+	*	+	+	*		+	+
<i>Porphyrostromium boryanum</i>					11	14		4	M	m,e			+	+		+		+	+			
<i>Polysiphonia ciliare</i>					3-11	12-14		8	M	e						+						
<i>Pterocladia capillacea</i>				6-8	1-18	6-26	6-7	6-25	M,C	m,c	+	*	*	+	*	+	*		+		+	*
<i>Pterosiphonia ardrea</i>				5-8	2-20	6-16	1	4-18	M,C	m,c		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pterosiphonia complanata</i>			8-9	7-13	2-26	4-21	2-7	4-23	M,C	m,c,p,e		+	+		+	+	+	+	*		+	+
<i>Pterosiphonia parasitica</i>			5-21	5-13	1-20	3-16	1-7	4-28	M,C	m,c,p		+	+	+	+	+	+	+	*		+	+
<i>Pterosiphonia pennata</i>				7-13	3-15	6-13	6-7	3-18	M,C	m,c		+	+		+	+	+	+	+			+

Capítulo 2: Estudio florístico de los fondos gallegos de mañri y cascajo.

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Pterothamnion crispum</i>			18		3-18			4-11	M,C	m,c		+			+			+	+			
<i>Pterothamnion plumula</i>	7	25	6-21	6-13	2-26	2-26	4-7	2-23	M,C	m,c,p,e,z	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ptilothamnion sphaericum</i>			21	6-20	1-18	2-17	1-6	4-28	M,C	m,c,p	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Radicalingua thysanorhizans</i>						13	-	5	M	m,c		+	+			+						
<i>Rhodophyllis divaricata</i>				7-13	2-26	2-16	6	2-18	M,C	m,c,z	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodothamniella floridula</i>				16	1-13	6-16	2-7	4-18	M	m,c,z	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>			11		3-10			5	M	m,c			+	+	+	+		+				
<i>Sahlingia subintegra</i>					4			4	M	e			+						+			+
<i>Scinaia furcellata</i>			18		6-12	4		12	M,C	m,c				+		*			*			
<i>Scinaia interrupta</i>			5-16		2-20	6-14		9-18	M,C	m,c					+	*	+	*	*		+	
<i>Spermothamnion repens</i>			6-20	5-13	2-20	3-16	3-6	4-28	M,C	m,c,p,e	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphondylothamnion multifidum</i>			13	25	2-41	4-17		4-15	M,C	m,c	+	+	+	+	+	*	*	+	+	+	*	+
<i>Spyridia griffithsiana</i>					1-20	9-14	2-7	4-10	M	m,c	+	+	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Stenogramme interrupta</i>		25	5-21	5-20	1-38	4-26	6-7	4-28	M,C	m,c	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Streblodladia collabens</i>							2		M	c		+										
<i>Stylonema alsidii</i>				8	3-20	14		4-18	M,C	m,c,e		+		+	+	+	+	+	+		+	
<i>Tiffaniella capitata</i>			8	6-13	3-20	6-14		4-18	M,C	m,c				+	+	+	+	+	+			+
<i>Titanoderma pustulatum</i>					2-11	16		6-18	M	e				+			+		+			+
Ochrophyta																						
<i>Acinetospora crinita</i>					4				M	m					+							
<i>Asperococcus bullosus</i>					1-9				M	m							*	*				
<i>Asperococcus ensiformis</i>					11				M	m						+						
<i>Carpomitra costata</i>					9-13				M,C	m,c						+						+

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Cladostephus spongiosus</i>						2	1-2		M,C	m,c		+				+						
<i>Colpomenia peregrina</i>					1-13	2-3	1-6	4-9	M,C	m,c,e		+	+	+	+	*	+	+				
<i>Cutleria multifida</i>					3-13	7-24		9	M,C	m,c					+	*	+					
<i>Aglaozonia parvula stadium</i>			5-18	5-14	1-18	2-16	1-2	4-18	M,C	m,c,p	+	+	+	+	*	*	+	+	+	+	*	*
<i>Cystoseira baccata</i>					4	12	2-7	5-6	M	m,c		*	+						+		+	*
<i>Cystoseira nodicaulis</i>						14			M	c						+						
<i>Cystoseira. usneoides</i>			6	2-6	4-13			7	M,C	m,c,p		+		*		*	+	+	+		*	+
<i>Desmarestia dudresnavi</i>			12-18	10	3-26			10	M,C	m,c				*	+	*	*	+	*			
<i>Desmarestia ligulata</i>								4-5	M	m						+						
<i>Dictyopteris polypodioides</i>				10	10-12			8	M	m,c						*	+	+				
<i>Dictyota dichotoma</i>			6-18	5-16	1-34	2-14	2-4	2-23	M,C	m,c,p,e	+	*	*	*	*	*	*	*	*	+	+	+
<i>Ectocarpus siliculosus</i>								9	M	e									+			
<i>Halopteris filicina</i>			18		4-20	6-21	6-7	9-18	M,C	m,c		+	+			+	+	+	+			+
<i>Hincksia granulosa</i>			6						C	e									+			
<i>Hincksia secunda</i>					13			6	M,C	m,c				+					+			
<i>Laminaria ochroleuca</i>			9-18		2-19	6-16		2-25	M,C	m,c			+	+	+	*	*	*	*	*	*	*
<i>Liebmannia leveillei</i>					1-9				M	m							*	*				
<i>Myrionema strangulans</i>					8	2-4		9	M,C	e				+		+			+			
<i>Petroderma maculiforme</i>			9	5	2-20	6		4-9	M,C	m,c,p		+	+			+	+	+	+		+	+
<i>Phycocelis foecunda</i>						9		8	M	c		+							+			
<i>Pseudolithoderma roscoffense</i>								4	M	c			+									
<i>Punctaria latifolia</i>						6-8			C	c						+	+					
<i>Saccharina latissima</i>			4-16			13			M,C	m,c						+	+		*			

Capítulo 2: Estudio florístico de los fondos gallegos de mañri y cascajo.

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Saccorhiza polyschides</i>					19	7-12			M,C	c,p						*						+
<i>Sargassum muticum</i>				4-13	3-8	4-13	2-7	6-9	M,C	m,c,p	*	*		*	+	*			+		+	*
<i>Scytosiphon lomentaria</i>					4				M	c						+						
<i>Microspongium gelatinosum stadium</i>				10	4-10	6-16	3	5-12	M,C	c,p		+	+			+	+	+			+	+
<i>Sphacelaria cirrosa</i>					1-20	2-13	2-7	4-17	M,C	m,c,e		+		+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Sphacelaria plumula</i>					15	9		4-6	M	m,c,e		+						+	*		+	+
<i>Sphacelaria rigidula</i>						14		6	M,C	m,c						+						+
<i>Stypocaulon scoparium</i>				10	4	16		13	M	m,c						+	+		+			+
<i>Undaria pinnatifida</i>				20	1-16	4-14		4-22	M,C	m,c		+	+		+	*	*	*	*		+	
Chlorophyta																						
<i>Acrochaete viridis</i>					11			4	M	m,e	+					+						
<i>Bryopsis hypnoides</i>			8						M	c									+			
<i>Bryopsis plumosa</i>				13	9-14		2	12	M	m,c		+				+		+				
<i>Chaetomorpha aerea</i>				2-8	1-20	3-17	3-7	2-16	M,C	m,c,p,e	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chaetomorpha ligustica</i>				13				9	M	m,z						+			+			
<i>Cladophora albida</i>					4-7			16	M	m						+	+					
<i>Cladophora hutchinsiae</i>			6	5-16	1-38	2-14	1-3	4-18	M,C	m,c,p	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cladophora pellucida</i>					11-20			11	M	m,c			+		+	+	+	+				
<i>Cladophora prolifera</i>					20				M	m												+
<i>Cladophora rhodolithicola</i>				7-10	1-24	3-16		2-28	M,C	m,c	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Cladophora sericea</i>						16			M	m						+						
<i>Codium fragile subsp. fragile</i>					4				M	m						+						
<i>Codium tomentosum</i>								11	M	c									+			

ESPECIE	VIVEIRO	BARQUEIRO	FERROL	MUROS-NOIA	AROUSA	PONTEVEDRA	ALDÁN	VIGO	FONDO	SUSTRATO	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE
<i>Codium vermilara</i>					11		24		M,C	c		+				+						
<i>Derbesia marina</i>						7		15	M,C	c						+						
<i>Derbesia tenuissima</i>			20	8-13	3-14	6-13		2-14	M,C	m,c,e		+	+	+	+			+	+		+	
<i>Rhizoclonium tortuosum</i>					3-13			4-14	M,C	m,e				+			+		+			
<i>Ulothrix subflaccida</i>					3-15	14-16		18	M,C	m,c,e					+	+	+	+				+
<i>Ulva clathrata</i>			6-16		2-20	5-14		2-23	M,C	m,c,e			+		+	+	+	+	+		+	
<i>Ulva pseudocurvata</i>								2-18	M,C	m,c						+			+			
<i>Ulva rigida</i>			5-16	2-8	2-13	6-16	2-4	4-25	M,C	m,c	+	*	+		*	*	*	*	*	*	+	+
<i>Ulva rotundata</i>				8-16	2-11		1	4-7	M,C	m,c		*	+			*	*		*		*	
<i>Ulva scandinavica</i>					3				M	m								+				
<i>Ulvaria obscura</i>			8		1-41	3-14	4-7	4-12	M,C	m,c,e	*	*	*		*	*	+	*	*	+	*	+
<i>Ulvella lens</i>					1-11	4-16		12-17	M,C	e				+	+	+	+		+	+		

E.- Comparación de la flora asociada a fondos de maërl en Galicia con el Atlántico europeo y Mediterráneo.

Basándose en la recopilación de trabajos acerca de la flora asociada a fondos de maërl en otras regiones atlánticas y mediterráneas (Tab. 11, Fig. 72), se puede considerar que Galicia es una de las regiones con fondos de maërl de mayor diversidad florística de Europa (253 especies, excluyendo los 6 táxones citados únicamente en fondos de cascajo), seguida del mediterráneo peninsular (196 especies) y del Reino Unido (180 especies). Sin embargo, a la hora de analizar estos resultados, hay que tener presente las escasas referencias disponibles para algunas de las áreas geográficas comparadas.

La flora asociada a los fondos de maërl de otras regiones del Atlántico europeo suman un total de 254 especies (264 táxones infraespecíficos si se tiene en cuenta variedades y estadios de especies con ciclos de vida heteromórficos): 5 Cyanophyta, 164 Rhodophyta, 54 Ochrophyta y 31 Chlorophyta. Si se añade la flora registrada en los fondos de maërl de Galicia a la total registrada en el resto de regiones atlánticas, el número de especies algales asociadas a fondos de maërl del atlántico europeo se incrementa hasta las 362 especies (373 táxones infraespecíficos si se tiene en cuenta variedades y estadios de especies con ciclos de vida heteromórficos): 16 Cyanophyta, 230 Rhodophyta, 69 Ochrophyta y 47 Chlorophyta. La flora de fondos de maërl de la costa mediterránea alcanza las 321 especies (324 táxones infraespecíficos si se tiene en cuenta variedades y estadios de especies con ciclos de vida heteromórficos): 8 Cyanophyta, 221 Rhodophyta, 52 Ochrophyta y 40 Chlorophyta. Tanto en la región atlántica como en la mediterránea, hay una dominancia clara de las algas rojas.

La flora asociada a los fondos de maërl de Galicia tiene en común con el resto de regiones atlánticas un total de 147 especies (151 táxones infraespecíficos): 107 Rhodophyta, 24 Ochrophyta y 16 Chlorophyta. Con la flora asociada de la región mediterránea, Galicia presenta 108 especies en común (109 táxones infraespecíficos): 81 Rhodophyta, 14 Ochrophyta y 13 Chlorophyta. En cambio, se ha observado que la flora de fondos de maërl de Galicia contiene 78 especies (11 Cyanophyta, 45 Rhodophyta, 12 Ochrophyta y 10 Chlorophyta) que no aparecen citadas en otras regiones. Destacan *Aglaothamnion feldmanniae*, *A. pseudobyssoides*, *Antithamnion villosum*, *Asperococcus ensiformis*, *Ceramium callipterum*, *Chondria coerulescens*, *C. scintillans*, *Drachiella spectabilis*, *Erythroglossum lusitanicum*, *Griffithsia schousboei*, *Haraldiophyllum bonnemaisonii*, *Myriogramme minuta*, *Ophidocladus simplicisculus*, *Petroderma maculiforme*, *Phycocelis foecunda*, *Pleonosporium flexuosum*, *Pterosiphonia ardreana*, *Ptilothamnion sphaericum* y *Tiffaniella capitata*. De igual forma, las especies alóctonas *Dasya sessilis*, *Sargassum muticum* y *Undaria pinnatifida* tampoco fueron detectadas en el resto de áreas.

Tabla 11. Listado de la flora asociada a fondos de maërl en la costa atlántica europea y mediterránea, basándose en el presente estudio y en la bibliografía. Referencias: Atlántico: Islandia (Gunnarsson 1977); Noruega (Snæli 1968, Husa *et al.* 2004, Sjøtun *et al.* 2008); Reino Unido (Cotton 1912, Farnham & Jephson 1977, Blunden *et al.* 1981, Maggs & Irvine 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, Sjøtun *et al.* 2008, Leliaert *et al.* 2009); Irlanda (Blunden *et al.* 1981, Maggs 1983, Maggs & Irvine 1983, Maggs *et al.* 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Rico & Guiry 1997, Birkett *et al.* 1998, De Grave & Whitaker 1999, De Grave *et al.* 2000, Sjøtun *et al.* 2008, Leliaert *et al.* 2009); Bretaña francesa (Jacquotte 1962, Cabioc'h 1969, L'Hardy-Halos *et al.* 1973, Blunden *et al.* 1977, 1981, Maggs & Irvine 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Hily *et al.* 1992, BIOMAERL Team 1999, Sjøtun *et al.* 2008, Leliaert *et al.* 2009); Galicia (Hamel 1928, Miranda 1934, 1936, Seoane-Camba 1960, Donze 1968, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Niell 1970, Otero-Schmitt 1993, Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2002, 2004, BIOMAERL Team 1999, Valenzuela 2001, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002 y presente tesis doctoral); Islas Canarias (Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Ballesteros 1993a, Hernández-González *et al.* 2004); Madeira (Cabioc'h 1974). Mediterráneo: SE Península Ibérica (Soto 1990); E Península Ibérica (BIOMAERL Team 1999, Bordehore *et al.* 2003); NE Península Ibérica (Jacquotte 1962, Ballesteros 1988, 1992), Islas Baleares (Gómez *et al.* 1986, Ballesteros 1993b, 1994); Francia (Huvé 1955, Jacquotte 1962, Klein & Verlaque 2009); Córcega (Jacquotte 1962); Italia (Basso 1998, Mannino *et al.* 2002, Castriota *et al.* 2005); Malta (BIOMAERL Team 1999), Túnez (Jacquotte 1962); Mar Egeo (Jacquotte 1962).

Área	Región	Cyanophyta	Rhodophyta	Ochrophyta	Chlorophyta	Total
ATL	Islandia	-	1	2	-	3
ATL	Noruega	-	1	1	-	2
ATL	Reino Unido	1	128	29	22	180
ATL	Irlanda	1	106	16	17	140
ATL	Bretaña francesa	4	103	42	14	163
ATL	Galicia	11	173	38	31	253
ATL	Madeira	-	23	2	4	29
ATL	Islas Canarias	-	12	4	5	21
MED	SE Península Ibérica	1	82	24	8	115
MED	E Península Ibérica	4	133	33	26	196
MED	NE Península Ibérica	3	85	12	10	110
MED	Islas Baleares	-	48	7	4	59
MED	Sur Francia	-	39	16	11	66
MED	Córcega	-	10	4	3	17
MED	Italia	4	74	21	10	109
MED	Malta	1	44	15	11	71
MED	Túnez	-	10	3	3	16
MED	Mar Egeo	-	10	3	3	16

Aparte de la gran diversidad florística asociada, la importancia de los fondos de maërl reside además en la complejidad de su composición específica. Estudios acerca del ciclo vital de especies heteromórficas (Maggs *et al.* 1983) o de géneros de algas costrosas tales como *Cruoria* y *Peyssonnelia* (Maggs & Irvine 1983, Maggs & Guiry 1989) fueron desarrollados a partir de material procedente de este tipo de fondos. En ellos se encuentra un total de 13 especies heteromórficas con ambos estadios presentes (*Ahnfeltia plicata*, *Asparagopsis armata*, *Atractophora hypnoides*, *Bonnemaïsonia asparagoides*, *B. hamifera*, *Halarachnion ligulatum*,

Schizymenia dubyi, *Sphaerococcus coronopifolius*, *Turnerella pennyi*, *Cutleria chilosa*, *C. multifida*, *Scytosiphon lomentaria* y *Derbesia marina*). Además, hay que destacar la presencia casi exclusiva en fondos de maërl de especies tales como *Cruoria cruoriaeformis*, *Cladophora rhodolithicola*, *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae* (Maggs & Guiry 1987, 1989, Rico & Guiry 1997, Leliaert et al. 2009). De estas especies confinadas a este tipo de habitats, *Cruoria cruoriaeformis* y *Gelidiella calcicola* son comunes a fondos de maërl del atlántico europeo y mediterráneo.

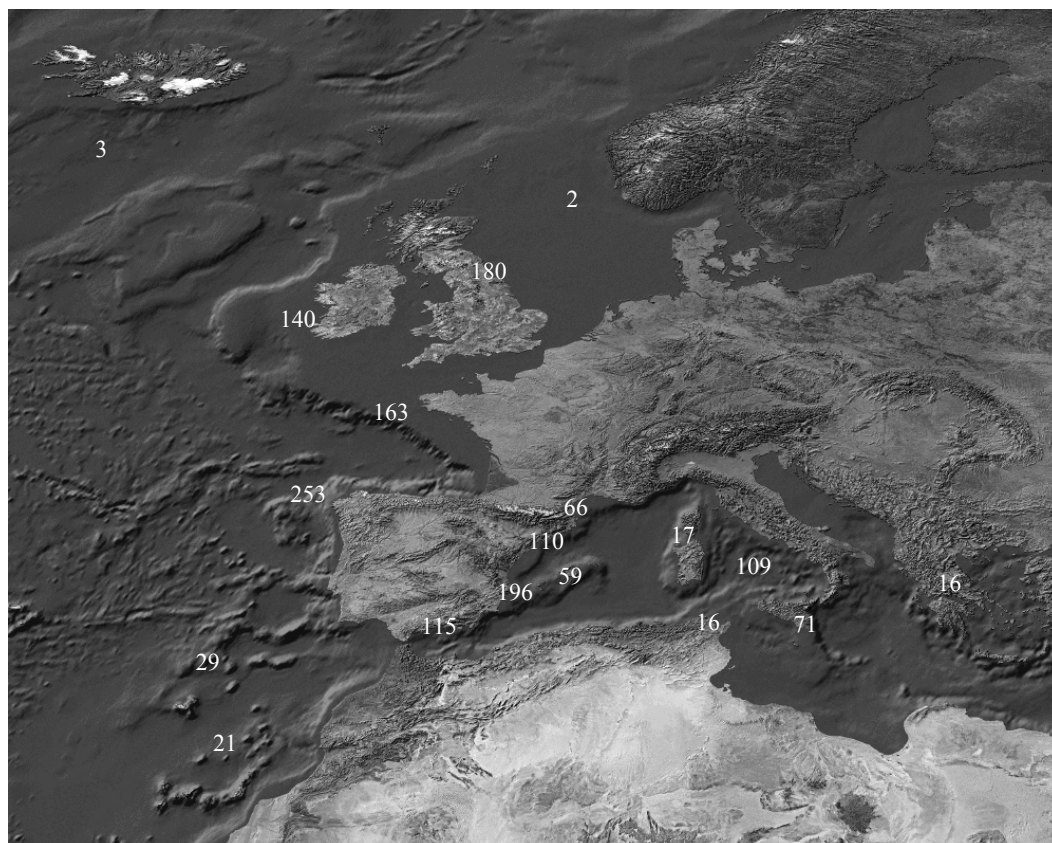


Figura 72. Regiones europeas con estudios de flora asociada a fondos de maërl, indicando el número de especies obtenidas para cada una de ellas.

F.- Flora asociada y especies formadoras de los fondos de maërl de Galicia y Europa.

A continuación se presenta el listado de la flora asociada y especies formadoras de fondos de maërl de Galicia y del resto de regiones europeas (Atlántico y Mediterráneo). Dentro de la zona atlántica, se han señalado aquellas especies meridionales citadas exclusivamente en la región Macaronésica (Mac). Para el caso de Galicia, se ha detallado las especies registradas en la bibliografía (+) y las novedades aportadas en la presente tesis doctoral (*). En este listado también se ha precisado aquellas especies recolectadas en Galicia únicamente en fondos de cascajo (C).

Tabla 12. Flora asociada y especies formadoras de fondos de maërl de Galicia y de la región atlántica europea y mediterránea. Para la flora asociada se ha empleado: Islandia (Gunnarsson 1977); Noruega (Snell 1968, Husa *et al.* 2004, Sjøtun *et al.* 2008); Reino Unido (Cotton 1912, Farnham & Jephson 1977, Blunden *et al.* 1981, Maggs & Irvine 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, Sjøtun *et al.* 2008, Leliaert *et al.* 2009); Irlanda (Blunden *et al.* 1981, Maggs 1983, Maggs & Irvine 1983, Maggs *et al.* 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Rico & Guiry 1997, Birkett *et al.* 1998, De Grave & Whitaker 1999, De Grave *et al.* 2000, Sjøtun *et al.* 2008, Leliaert *et al.* 2009); Bretaña francesa (Jacquotte 1962, Cabioc'h 1969, L'Hardy-Halos *et al.* 1973, Blunden *et al.* 1977, 1981, Maggs & Irvine 1983, Maggs & Guiry 1987, 1989, Hily *et al.* 1992, BIOMAERL Team 1999, Sjøtun *et al.* 2008, Leliaert *et al.* 2009); Galicia (Hamel 1928, Miranda 1934, 1936, Seoane-Camba 1960, Donze 1968, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Niell 1970, Otero-Schmitt 1993, Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2002, 2004, BIOMAERL Team 1999, Valenzuela 2001, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002 y presente tesis doctoral); Islas Canarias (Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Ballesteros 1993a, Hernández-González *et al.* 2004); Madeira (Cabioc'h 1974). Mediterráneo: SE Península Ibérica (Soto 1990); E Península Ibérica (BIOMAERL Team 1999, Bordehore *et al.* 2003); NE Península Ibérica (Jacquotte 1962, Ballesteros 1988, 1992), Islas Baleares (Gómez *et al.* 1986, Ballesteros 1993b, 1994); Francia (Huvé 1955, Jacquotte 1962); Córcega (Jacquotte 1962); Italia (Basso 1998, Mannino *et al.* 2002, Castriota *et al.* 2005); Malta (BIOMAERL Team 1999), Túnez (Jacquotte 1962); Mar Egeo (Jacquotte 1962). Especies formadoras basada en: Atlántico (Foslie 1895, Cotton 1912, Cabioc'h 1966, 1974, Adey 1968, Adey & McKibbin 1970, Adey & Adey 1973, Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez 1982, Hall-Spencer 1994, Irvine & Chamberlain 1994, Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, Grall 2003, Peña & Bárbara 2004, Adey *et al.* 2005, Rosas-Alquicira *et al.* 2009) y Mediterráneo (Lemoine 1915, Huvé 1955, Jacquotte 1962, Lewalle 1977, Ballesteros 1988, 1992, 1993b, Soto 1990, Basso *et al.* 1996, 2004, Basso 1998, BIOMAERL Team 1999, Mannino *et al.* 2002, Bordehore *et al.* 2003, Bressan & Babbini 2003, Basso & Rodondi 2006, Klein & Verlaque 2009).

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
Cyanophyta			
<i>Anacystis thermalis</i> (Meneghini) Drouet & Daily	-	-	+
<i>Aphanocapsa litoralis</i> Hansgirg	-	-	+
<i>Brachytrichia lloydii</i>	*	-	-
<i>Calothrix confervicola</i> (Dillwyn) C. Agardh	+	-	-
<i>Calothrix crustacea</i> Thuret in Bornet & Thuret	-	-	+
<i>Calothrix scopulorum</i>	*	-	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Dermocarpella prasina</i>	*	-	-
<i>Entophysalis deusta</i> (Meneghini) Drouet & Daily	-	+	+
<i>Hyella caespitosa</i>	+	-	-
<i>Leptolyngbya battersii</i>	*	-	-
<i>Lyngbya confervoides</i>	*	-	-
<i>Lyngbya majuscula</i>	+	-	-
<i>Lyngbya polychroa</i> (Meneghini) Rabenhorst	-	-	+
<i>Lyngbya sordida</i> Gomont	-	-	+
<i>Oscillatoria</i> sp.	-	+	-
<i>Oscillatoria subuliformis</i> (Kützing) Gomont	-	-	+
<i>Planktothrix planctonica</i> (Elenkin) Anagnostidis & Komárek	-	-	+
<i>Rivularia mesenterica</i> Thuret	-	+	-
<i>Schizothrix calcicola</i> (C. Agardh) Gomont	-	+	-
<i>Spirocoleus fragilis</i>	*	-	-
<i>Stanieria sphaerica</i> (Setchell & Gardner) Anagnostidis & Pantazidou	-	+	-
<i>Xenococcus pyriformis</i>	*	-	-
<i>Xenococcus schousboei</i>	*	-	-
Rhodophyta			
<i>Acrochaetium lenormandii</i> (Suhr ex Kützing) Nägeli	-	-	+
<i>Acrochaetium savianum</i> (Meneghini) Nägeli	-	+	+
<i>Acrochaetium trifilum</i> (Biffham) Batters	-	-	+
<i>Acrochaetium virgatulum</i> (Harvey) Batters	+	-	+
<i>Acrodiscus vidovichii</i> (Meneghini) Zanardini	-	-	+
<i>Acrosorium ciliolatum</i>	+	+	+
<i>Acrosymphyton purpuriferum</i> (J. Agardh) Sjöstedt	-	-	+
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i>	+	+	-
<i>Aglaothamnion feldmanniae</i>	*	-	-
<i>Aglaothamnion hookeri</i>	+	+	-
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i>	+	-	-
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i>	+	+	+
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i>	+	-	+
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries	*	+	-
<i>Porphyrodiscus simulans</i> Batters stadium	-	+	-
<i>Ahnfeltiopsis devoniensis</i>	+	-	-
<i>Alsidium corallinum</i> C. Agardh	-	Mac	+
<i>Alsidium helminthochorton</i> (Schwendimann) Kützing	-	-	+
<i>Amphiroa cryptarthrodia</i> Zanardini	-	-	+
<i>Amphiroa rigida</i> Lamoroux	-	-	+
<i>Anotrichium furcellatum</i>	+	-	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Antithamnion cruciatum</i>	+	+	+
<i>Antithamnion decipiens</i> (J. Agardh) Athanasiadis	-	-	+
<i>Antithamnion densum</i> (Suhr) Howe	+	-	-
<i>Antithamnion piliferum</i> Cormaci & Furnari	-	-	+
<i>Antithamnion tenuissimum</i> (Hauck) Schiffner	-	-	+
<i>Antithamnion villosum</i>	*	-	-
<i>Antithamnionella elegans</i> (Berthold) Price & John	-	-	+
<i>Antithamnionella spirographidis</i>	+	+	+
<i>Antithamnionella ternifolia</i>	+	+	-
<i>Aphanocladia stichidiosa</i>	C	-	+
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	+	+	+
<i>Asparagopsis armata</i>	+	+	+
<i>Falkenbergia rufolanosa stadium</i>	*	+	+
<i>Atractophora hypnoides</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan	-	+	-
<i>Rhododiscus pulcherrimus stadium</i>	*	+	-
<i>Bangia atropurpurea</i> (Roth) C. Agardh	-	+	-
<i>Boergeseniella fruticulosa</i>	+	+	-
<i>Boergeseniella thuyoides</i> (Harvey) Kylin	+	-	-
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i>	+	+	+
<i>Hymenoclonium serpens</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Batters stadium	+	+	-
<i>Bonnemaisonia clavata</i>	*	-	-
<i>Bonnemaisonia hamifera</i> (Trailliella intricata stadium)	+	+	-
<i>Bornetia secundiflora</i>	*	-	-
<i>Botryocladia boergesenii</i> Feldmann	-	-	+
<i>Botryocladia botryoides</i> (Wulfen) Feldmann	-	-	+
<i>Botryocladia chiajeana</i> (Meneghini) Kylin	-	-	+
<i>Brongniartella byssoides</i>	+	+	+
<i>Calliblepharis ciliata</i>	+	+	-
<i>Calliblepharis jubata</i>	+	+	-
<i>Callithamnion corymbosum</i>	+	+	+
<i>Callithamnion tetragonum</i>	+	-	-
<i>Callithamnion tetricum</i>	*	-	-
<i>Callocolax neglectus</i> Schmitz ex Batters	-	+	-
<i>Callophyllis cristata</i> (C. Agardh) Kützinger	-	+	-
<i>Callophyllis laciniata</i>	+	+	+
<i>Calosiphonia vermicularis</i>	*	-	-
<i>Ceramium bertholdii</i> Funk	-	-	+
<i>Ceramium callipterum</i>	*	-	-
<i>Ceramium ciliatum</i>	+	+	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Ceramium ciliatum</i> var. <i>robustum</i> (J. Agardh) Mazoyer	-	-	+
<i>Ceramium cimbricum</i>	*	+	-
<i>Ceramium cingulatum</i> Weber-van Bosse	-	-	+
<i>Ceramium codii</i> (Richards) Feldmann-Mazoyer	-	-	+
<i>Ceramium comptum</i> Børgesen	-	+	+
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby	-	+	-
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	+	+	+
<i>Ceramium echionotum</i>	+	+	-
<i>Ceramium secundatum</i>	*	-	-
<i>Ceramium siliquosum</i> var. <i>lophophorum</i> (Feldman-Mazoyer) Serio	-	-	+
<i>Ceramium tenerrimum</i> (Martens) Okamura	-	-	+
<i>Ceramium tenerrimum</i> var. <i>brevizonatum</i> (Petersen) Feldmann-Mazoyer	-	-	+
<i>Ceramium tenuicorne</i>	*	-	+
<i>Ceramium virgatum</i> Roth	+	+	-
<i>Champia parvula</i>	+	+	+
<i>Chondracanthus acicularis</i>	*	+	+
<i>Chondracanthus teedei</i>	+	+	-
<i>Chondracanthus teedei</i> var. <i>lusitanicum</i>	*	-	-
<i>Chondria capillaris</i>	*	+	+
<i>Chondria coerulescens</i>	+	-	-
<i>Chondria dasyphylla</i>	+	+	+
<i>Chondria scintillans</i>	+	-	-
<i>Chondrophycus paniculatus</i> (C. Agardh) Furnari in Boisset, Furnari, Cormaci & Serio	-	-	+
<i>Chondrus crispus</i> Stackhouse	+	+	
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson	-	-	+
<i>Chrysomenia enteromorpha</i> Harvey	-	Mac	-
<i>Chrysomenia ventricosa</i> (Lamouroux) J. Agardh	-	-	+
<i>Chrysomenia wrightii</i>	C	-	-
<i>Chylocladia verticillata</i>	+	+	+
<i>Coccotylus truncatus</i> (Pallas) Wynne & Heine	-	+	-
<i>Colacodictyon reticulatum</i> J. Feldmann	+	-	-
<i>Colaonema caespitosum</i>	*	-	-
<i>Colaonema daviesii</i>	+	+	+
<i>Colaonema naumannii</i>	*	-	-
<i>Compsothamnion decompositum</i> (J. Agardh) Maggs & L'Hardy-Halos	-	-	+
<i>Compsothamnion gracillimum</i> De Toni	-	-	+
<i>Compsothamnion thuyoides</i>	+	+	-
<i>Conchocelis rosea</i> Batters <i>stadium</i>	-	+	-
<i>Contarinia peyssonneliaeformis</i>	*	-	+

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Corallina officinalis</i>	+	+	-
<i>Corallophila cinnabarina</i> (Grateloup ex Bory de Saint-Vincent) Norris	-	-	+
<i>Cordylecladia erecta</i>	*	+	+
<i>Cordylecladia guiryi</i> Gargiulo, Furnari & Cormaci	-	-	+
<i>Cottoniella fusiformis</i> Børgesen	-	Mac	-
<i>Crouania attenuata</i>	*	-	+
<i>Cruoria cruoriaeformis</i>	+	+	+
<i>Cruoria pellita</i> (Lyngbye) Fries	+	+	-
<i>Cruoriopsis hauckii</i> Batters	-	+	-
<i>Cryptonemia lomation</i>	+	-	+
<i>Cryptonemia tunaeformis</i> (Bertolini) Zanardini	-	-	+
<i>Cryptopleura ramosa</i>	+	+	-
<i>Cymopolia barbata</i> (Linnaeus) Lamouroux	-	Mac	-
<i>Cystoclonium purpureum</i> (Hudson) Batters	-	+	-
<i>Dasya baillouviana</i> (Gmelin) Montagne	-	-	+
<i>Dasya corymbifera</i> J. Agardh	-	+	+
<i>Dasya hutchinsiae</i>	+	-	+
<i>Dasya ocellata</i>	+	-	+
<i>Dasya penicillata</i> Zanardini	-		+
<i>Dasya punicea</i> (Zanardini) Meneghini ex Zanardini	-	-	+
<i>Dasya rigidula</i> (Kützinger) Ardissonne	-	-	+
<i>Dasya sessilis</i>	+	-	-
<i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) Lamouroux	-	+	-
<i>Dilsea carnosa</i>	*	-	-
<i>Drachiella spectabilis</i>	+	-	-
<i>Dudresnaya verticillata</i>	+	+	+
<i>Dumontia contorta</i> (Gmelin) Ruprecht	-	+	-
<i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge	-	-	+
<i>Erythrodermis traillii</i> (Holmes ex Batters) Guiry & Garbary	-	+	+
<i>Erythroglossum laciniatum</i>	+	+	-
<i>Erythroglossum lusitanicum</i>	*	-	-
<i>Erythroglossum sandrianum</i> (Zanardini) Kylin	-	-	+
<i>Erythrotrichia carnea</i>	+	+	+
<i>Eupogodon planus</i> (C. Agardh) Kützinger	-	-	+
<i>Eupogodon spinellus</i> (C. Agardh) Kützinger	-	-	+
<i>Faucheia microspora</i> Bornet	-	-	+
<i>Feldmannophycus rayssiae</i> (J. Feldmann & G. Feldmann) Augier & Boudouresque	-	-	+
<i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) Lamouroux	-	+	-
<i>Gastroclonium ovatum</i>	+	+	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Contarinia squamariae</i> (Meneghini) Denizot	-	-	+
<i>Corallina elongata</i>	*	-	+
<i>Gastroclonium reflexum</i>	*	+	-
<i>Gayliella flaccida</i>	+	-	+
<i>Gelidiella calcicola</i>	+	+	+
<i>Gelidiella lubrica</i> (Kützinger) Feldmann & Hamel	-	-	+
<i>Gelidiella pannosa</i> (Feldmann) Feldmann & Hamel	-	-	+
<i>Gelidiella ramellosa</i> (Kützinger) Feldmann & Hamel	-	-	+
<i>Gelidiocolax margaritoides</i>	*	-	-
<i>Gelidium bipectinatum</i> Furnari	-	-	+
<i>Gelidium corneum</i> var. <i>pectinatum</i> Ardissonne & Strafforello in Ardissonne	-	-	+
<i>Gelidium crinale</i>	*	-	-
<i>Gelidium maggsiae</i>	+	+	-
<i>Gelidium pulchellum</i>	+	+	+
<i>Gelidium pusillum</i>	*	+	+
<i>Gelidium spathulatum</i> (Kützinger) Bornet	-	-	+
<i>Gelidium spinosum</i>	+	+	+
<i>Gigartina pistillata</i>	+	-	-
<i>Gloiocladia furcata</i> (C. Agardh) J. Agardh	-	-	+
<i>Gloiocladia repens</i>	*	-	+
<i>Gonimophyllum buffhamii</i> Batters	-	+	-
<i>Gracilaria armata</i> (C. Agardh) Greville	-	-	+
<i>Gracilaria bursa-pastoris</i> (Gmelin) Silva	-	+	-
<i>Gracilaria corallicola</i> Zanardini	-	-	+
<i>Gracilaria dura</i> (C. Agardh) J. Agardh	-	-	+
<i>Gracilaria gracilis</i>	+	+	+
<i>Gracilaria multipartita</i>	+	+	-
<i>Griffithsia corallinoides</i> (Linnaeus) Trevisan	-	+	-
<i>Griffithsia schousboei</i>	*	-	-
<i>Gulsonia nodulosa</i> (Ercegovic) Feldmann & Feldmann-Mazoyer	-	-	+
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	+	+	+
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i>	*	+	-
<i>Halarachnion ligulatum</i>	+	+	+
<i>Cruoria rosea stadium</i>	+	+	-
<i>Haliptilon virgatum</i> (Zanardini) Garbary & Johansen	-	-	+
<i>Halodictyon mirabile</i> Zanardini	-	-	+
<i>Halopithys incurva</i> (Hudson) Batters	-	+	+
<i>Halurus flosculosus</i>	+	+	-
<i>Halymenia elongata</i> C. Agardh	-	-	+

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Haraldia lenormandii</i> (Derbès & Solier) J. Feldmann	+	-	+
<i>Haraldiophyllum bonnemaisonii</i>	+	-	-
<i>Herposiphonia secunda</i>	*	-	+
<i>Herposiphonia tenella</i>	*	+	+
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) Wynne	-	-	+
<i>Heterosiphonia japonica</i>	+	+	-
<i>Heterosiphonia plumosa</i>	+	+	-
<i>Hildenbrandia crouaniorum</i>	*	-	-
<i>Hildenbrandia rubra</i>	+	+	-
<i>Holmsella pachyderma</i> (Reinsch) Sturch	+	+	-
<i>Hydrolithon farinosum</i> (Lamouroux) Penrose & Chamberlain	+	+	+
<i>Hydrolithon farinosum</i> var. <i>chalicodictyum</i> (Taylor) Serio	-	-	+
<i>Hypnea musciformis</i>	+	+	-
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	-	Mac	+
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>	+	+	+
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux	-	-	+
<i>Jania longifurca</i>	+	-	+
<i>Jania rubens</i>	+	+	+
<i>Jania rubens</i> var. <i>corniculata</i>	*	+	+
<i>Kallymenia feldmannii</i> Codomier	-	-	+
<i>Kallymenia lacerata</i> J. Feldmann	-	-	+
<i>Kallymenia patens</i> (J. Agardh) Parkinson	-	-	+
<i>Kallymenia reniformis</i>	+	+	+
<i>Kallymenia requienii</i> (J. Agardh) J. Agardh	-	-	+
<i>Kallymenia spathulata</i> (J. Agardh) Parkinson	-	-	+
<i>Kallymenia tenuifolia</i> Feldmann	-	-	+
<i>Laurencia microcladia</i> Kützing	-	-	+
<i>Laurencia minuta</i> subsp. <i>scammaccae</i> Furnari & Cormaci	-	-	+
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) Lamouroux	+	+	+
<i>Laurencia pyramidalis</i>	*	-	-
<i>Lejolisia mediterranea</i> Bornet	-	-	+
<i>Liagora viscida</i> (Forsskål) C. Agardh	-	+	
<i>Lithophyllum crouaniorum</i> Foslie	-	+	-
<i>Lithophyllum dentatum</i> (Kützing) Foslie	-	+	+
<i>Lithophyllum fasciculatum</i> (Lamarck) Foslie	-	+	-
<i>Lithophyllum incrustans</i>	+	+	+
<i>Lithophyllum racemus</i> (Lamarck) Foslie	-	+	+
<i>Lithophyllum stictaeforme</i> (Areschoug) Hauck	-	-	+
<i>Lithothamnion corallioides</i>	+	+	+

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Halymenia floresii</i> (Clemente y Rubio) C. Agardh	-	-	+
<i>Halymenia latifolia</i>	+	+	+
<i>Lithothamnion crispatum</i> Hauck	-	-	+
<i>Lithothamnion glaciale</i> Kjellman	-	+	-
<i>Lithothamnion lemoineae</i> Adey	-	+	-
<i>Lithothamnion minervae</i> Basso	-	-	+
<i>Lithothamnion philippii</i> Foslie	-	-	+
<i>Lithothamnion sonderi</i> Hauck	-	+	-
<i>Lithothamnion tophiiforme</i> (Esper) Unger	-	+	-
<i>Lithothamnion valens</i> Foslie	-	-	+
<i>Lomentaria articulata</i>	+	+	-
<i>Lomentaria articulata</i> var. <i>linearis</i> Zanardini	-	-	+
<i>Lomentaria chylocradiella</i> Funk	-	-	+
<i>Lomentaria clavaeformis</i> Ercegovic	-	-	+
<i>Lomentaria clavellosa</i>	+	+	-
<i>Lomentaria ercegovicii</i> Verlaque, Boudouresque, Meinesz, Giraud & Marcot Coqueugnot	-	-	+
<i>Lomentaria hakodatensis</i>	C	-	-
<i>Mastocarpus stellatus</i> (Stackhouse) Guiry	-	+	-
<i>Petrocelis cruenta</i> J. Agardh <i>stadium</i>	+	-	-
<i>Melobesia membranacea</i>	+	+	-
<i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse	-	+	-
<i>Meredithia microphylla</i> (J. Agardh) J. Agardh	-	-	+
<i>Mesophyllum alternans</i> (Foslie) Cabioc'h & Mendoza	-	-	+
<i>Mesophyllum expansum</i> (Philippi) Cabioc'h & Mendoza	-	-	+
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	+	+	+
<i>Mesophyllum sphaericum</i>	*	-	-
<i>Microcladia glandulosa</i>	*	+	-
<i>Monosporus pedicellatus</i>	+	+	+
<i>Myriogramme carnea</i> (Rodríguez) Kylin	-	-	+
<i>Myriogramme minuta</i>	*	-	-
<i>Myriogramme tristomatica</i> (Rodríguez ex Mazza) Boudouresque	-	-	+
<i>Naccaria wiggii</i> (Turner) Endlicher	-	+	-
<i>Neogoniolithon brassica-florida</i> (Harvey) Setchell & Mason	-	Mac	+
<i>Neogoniolithon mamillosum</i> (Hauck) Setchell & Mason	-	-	+
<i>Neosiphonia harveyi</i>	*	-	-
<i>Neurocaulon foliosum</i> (Meneghini) Zanardini	-	-	+
<i>Nitophyllum albidum</i> Ardissonne	-	-	+
<i>Nitophyllum micropunctatum</i> Funk	-	-	+
<i>Nitophyllum punctatum</i>	+	+	+

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Odonthalia dentata</i> (Linnaeus) Lyngbye	-	+	-
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i>	*	-	-
<i>Osmundaria volubilis</i> (Linnaeus) Norris	-	Mac	+
<i>Osmundea pelagosae</i> (Schiffner) Nam	-	-	+
<i>Osmundea pinnatifida</i>	+	+	-
<i>Peyssonnelia armorica</i>	*	+	+
<i>Peyssonnelia atropurpurea</i>	+	-	+
<i>Peyssonnelia bornetii</i> Boudouresque & Denizot	-	-	+
<i>Peyssonnelia crispata</i> Boudouresque & Denizot	-	-	+
<i>Peyssonnelia dubyi</i>	+	+	+
<i>Peyssonnelia harveyana</i>	*	+	+
<i>Peyssonnelia immersa</i>	*	+	-
<i>Peyssonnelia inamoena</i> Pilger	-	-	+
<i>Peyssonnelia orientalis</i> (Weber-van Bosse) Cormaci & Furnari	-	-	+
<i>Peyssonnelia polymorpha</i> (Zanardini) Schmitz in Falkenberg	-	-	+
<i>Peyssonnelia rosa-marina</i> Boudouresque & Denizot	-	-	+
<i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh	-	Mac	+
<i>Peyssonnelia squamaria</i> (Gmelin) Decaisne	-	-	+
<i>Peyssonnelia stoechas</i> Boudouresque & Denizot	-	-	+
<i>Phycodrys rubens</i> (Linnaeus) Batters	-	+	-
<i>Phyllophora crispa</i>	*	+	+
<i>Phyllophora herediae</i> (Clemente) J. Agardh	-	-	+
<i>Phyllophora pseudoceranoides</i> (Gmelin) Newroth & Taylor	-	+	-
<i>Phyllophora sicula</i> (Kützing) Guiry & Irvine	-	-	+
<i>Phymatolithon calcareum</i>	+	+	+
<i>Phymatolithon laevigatum</i> (Foslie) Foslie	-	+	-
<i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) Adey	-	+	-
<i>Phymatolithon purpureum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Woelkerling & Irvine	-	+	-
<i>Platoma cyclocolpum</i> (Montagne) Schmitz	-	-	+
<i>Pleonosporium borrieri</i>	+	+	-
<i>Pleonosporium flexuosum</i>	+	-	-
<i>Plocamium cartilagineum</i>	+	+	+
<i>Plocamium raphelisiaum</i>	*	-	-
<i>Plumaria plumosa</i> (Hudson) Kuntze	-	+	-
<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kützing) Chamberlain	-	+	-
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing	-	+	+
<i>Polyides rotundus</i> (Hudson) Greville	-	+	-
<i>Polyneura bonnemaisonii</i>	+	+	-
<i>Polysiphonia atlantica</i>	*	+	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Polysiphonia banyulensis</i> Coppejans	-	-	+
<i>Polysiphonia biformis</i> Zanardini	-	-	+
<i>Polysiphonia brodiei</i>	+	-	+
<i>Polysiphonia caespitosa</i>	+	-	-
<i>Polysiphonia cladorhiza</i> Ardissonne	-	-	+
<i>Polysiphonia denudata</i>	+	-	+
<i>Polysiphonia dichotoma</i> Kützinger	-	-	+
<i>Polysiphonia elongata</i>	+	+	+
<i>Polysiphonia fibrata</i>	CA	-	-
<i>Polysiphonia fibrillosa</i> (Dillwyn) Sprengel	-	+	-
<i>Polysiphonia flexella</i> (C. Agardh) J. Agardh	-	-	+
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>flocculosa</i> (C. Agardh) Endlicher	-	Mac	-
<i>Polysiphonia foetidissima</i> Cocks ex Bornet	-	-	+
<i>Polysiphonia fucooides</i>	+	+	-
<i>Polysiphonia furcellata</i> (C. Agardh) Harvey in Hooker	-	+	+
<i>Polysiphonia mottei</i> Lauret	-	-	+
<i>Polysiphonia nigra</i>	+	+	-
<i>Polysiphonia opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Notaris	-	-	+
<i>Polysiphonia pulvinata</i> (Roth) Sprengel	-		+
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	-	-	+
<i>Polysiphonia setigera</i> Kützinger	-	-	+
<i>Polysiphonia spinosa</i> (C. Agardh) J. Agardh	-	-	+
<i>Polysiphonia stricta</i>	+	+	+
<i>Polysiphonia subulifera</i> (C. Agardh) Harvey	-	+	+
<i>Polystrata dura</i> Heydrich	-	Mac	-
<i>Porphyra miniata</i> (C. Agardh) C. Agardh	-	+	-
<i>Porphyropsis coccinea</i> (J. Agardh ex Areschoug) Rosenvinge	-	+	-
<i>Porphyrostromium boryanum</i>	*	-	-
<i>Porphyrostromium ciliare</i>	*	-	-
<i>Predaea ollivieri</i> J.Feldmann	-	-	+
<i>Pterocladia capillacea</i>	+	+	+
<i>Pterosiphonia ardreana</i>	*	-	-
<i>Pterosiphonia complanata</i>	+	+	-
<i>Pterosiphonia parasitica</i>	+	+	+
<i>Pterosiphonia pennata</i>	+	+	+
<i>Pterosiphonia pinnulata</i> (Kützinger) Maggs & Hommersand	-	+	-
<i>Pterothamnion crispum</i>	+	+	+
<i>Pterothamnion plumula</i>	+	+	+
<i>Ptilota gunneri</i> Silva, Maggs & Irvine	-	+	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret	-	-	+
<i>Ptilothamnion sphaericum</i>	*	-	
<i>Radicilingua reptans</i> (Kylin) Papenfuss	-	-	+
<i>Radicilingua thysanorhizans</i>	*	+	-
<i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) Silva	-	+	-
<i>Rhodophyllis divaricata</i>	+	+	+
<i>Rhodophysema elegans</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan ex J. Agardh) Dixon	-	+	-
<i>Rhodothamniella floridula</i>	+	+	-
<i>Rhodymenia ardissoni</i> J.Feldmann	-	+	+
<i>Rhodymenia delicatula</i> Dangeard	-	+	+
<i>Rhodymenia ligulata</i> Zanardini	-	-	+
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	+	+	+
<i>Rodriguezella ligulata</i> J. Feldmann	-	-	+
<i>Rodriguezella pinnata</i> (Kützing) Schmitz ex Falkenberg	-	-	+
<i>Rodriguezella strafforelli</i> Schmitz ex Rodriguez	-	-	+
<i>Rytiphlaea tinctoria</i> (Clemente y Rubio) C. Agardh	-	+	+
<i>Sahlingia subintegra</i>	*	-	-
<i>Schizymenia dubyi</i> (Chauvin ex Duby) J. Agardh	-	+	-
<i>Haematocelis rubens</i> J. Agardh <i>stadium</i>	+	-	+
<i>Schottera nicaeensis</i> (Lamouroux ex Duby) Guiry & Hollenberg	+	-	-
<i>Scinaia complanata</i> (Collins) Cotton	-	-	+
<i>Scinaia furcellata</i>	*	+	+
<i>Scinaia interrupta</i>	+	+	-
<i>Sebdenia rodrigueziana</i> (Feldmann) Parkinson	-	-	+
<i>Seirospora apiculata</i> (Meneghini) Feldmann-Mazoyer	-	-	+
<i>Seirospora giraudyi</i> (Kützing) De Toni	-	-	+
<i>Seirospora interrupta</i> (Smith) Schmitz	-	+	-
<i>Seirospora sphaerospora</i> J. Feldmann	-	-	+
<i>Solieria chordalis</i> (C. Agardh) J. Agardh	-	+	-
<i>Spermothamnion flabellatum</i> Bornet in Bornet & Thuret	-	-	+
<i>Spermothamnion irregulare</i> (J. Agardh) Ardissoni	-	-	+
<i>Spermothamnion repens</i>	+	+	+
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse	+	+	+
<i>Haematocelis fissurata</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan <i>stadium</i>	+	-	-
<i>Sphondylothamnion multifidum</i>	+	+	+
<i>Spongites fruticulosus</i> Kützing	-	Mac	+
<i>Spongites ramulosa</i> (Philippi) Kützing	-	-	+
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey	-	-	+
<i>Spyridia griffithsiana</i>	*	+	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Spyridia hypnoides</i> (Bory de Saint-Vincent) Papenfuss	-	-	+
<i>Stenogramme interrupta</i>	+	+	+
<i>Streblocladia collabens</i>	*	-	+
<i>Stylonema alsidii</i>	+	+	+
<i>Stylonema cornu-cervi</i> Reinsch	+	-	+
<i>Tiffaniella capitata</i>	+	-	-
<i>Titanoderma pustulatum</i>	+	+	-
<i>Tricleocarpa fragilis</i> (Linnaeus) Huisman & Townsend	-	-	+
<i>Turnerella pennyi</i> (Harvey) Schmitz	-	+	-
<i>Cruoria arctica</i> Schmitz stadium	-	+	-
<i>Womersleyella setacea</i> (Hollenberg) Norris	-	-	+
<i>Wrangelia penicillata</i> (C. Agardh) C. Agardh	-	-	+
Ochrophyta			
<i>Acinetospora crinita</i> (Carmichael) Sauvageau	+	-	-
<i>Aglaozonia melanoidea</i> (Schousboe ex Bornet) Sauvageau stadium	-	-	+
<i>Arthrocladia villosa</i> (Hudson) Duby	-	+	+
<i>Asperococcus bullosus</i>	*	+	+
<i>Asperococcus ensiformis</i>	*	-	-
<i>Asperococcus fistulosus</i> (Hudson) Hooker	-	+	-
<i>Carpomitra costata</i>	*	+	-
<i>Carpomitra costata</i> var. <i>mediterranea</i> Feldmann	-	-	+
<i>Chorda filum</i> (Linnaeus) Stackhouse	-	+	-
<i>Cladosiphon irregularis</i> (Sauvageau) Kylin	-	-	+
<i>Cladosiphon zosterae</i> (J. Agardh) Kylin	-	+	-
<i>Cladostephus spongiosus</i>	+	+	+
<i>Colpomenia peregrina</i>	+	+	-
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier in Castagne	-	-	+
<i>Cutleria chilosa</i> (Falkenberg) Silva	-	-	+
<i>Aglaozonia chilosa</i> Falkenberg stadium	-	Mac	+
<i>Cutleria multifida</i>	+	+	-
<i>Aglaozonia parvula</i> stadium	+	+	-
<i>Cystoseira baccata</i>	+	-	-
<i>Cystoseira corniculata</i> (Turner) Zanardini	-	-	+
<i>Cystoseira dubia</i> Valiante	-	-	+
<i>Cystoseira foeniculacea</i> (Linnaeus) Greville	-	-	+
<i>Cystoseira nodicaulis</i>	*	+	-
<i>Cystoseira platyclada</i> Sauvageau	-	-	+
<i>Cystoseira spinosa</i> Sauvageau	-	-	+
<i>Cystoseira usneoides</i>	+	-	-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Cystoseira zosteroides</i> C. Agardh	-	-	+
<i>Desmarestia aculeata</i> (Linnaeus) Lamouroux	-	+	-
<i>Desmarestia dudresnayi</i>	+	-	+
<i>Desmarestia ligulata</i>	*	+	-
<i>Desmarestia viridis</i> (Müller) Lamouroux	-	+	-
<i>Dictyopteris polypodioides</i>	+	+	+
<i>Dictyota dichotoma</i>	+	+	+
<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) Lamouroux	-	-	+
<i>Dictyota fasciola</i> var. <i>repens</i> (J. Agardh) Ardissonne	-	-	+
<i>Dictyota linearis</i> (C. Agardh) Greville	-	-	+
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey	+	+	-
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	+	+	+
<i>Ectocarpus siliculosus</i> var. <i>pygmaeus</i> (Areschoug) Kjellman	-	-	+
<i>Elachista flaccida</i> (Dillwyn) Fries	-	-	+
<i>Elachista scutulata</i> (Smith) Duby	-	+	-
<i>Elachista stellaris</i> Areschoug	-	-	+
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kützing) Hamel	-	+	+
<i>Feldmannia paradoxa</i> (Montagne) Hamel	-	+	-
<i>Halidrys siliquosa</i> (Linnaeus) Lyngbye	-	+	-
<i>Halopteris filicina</i>	*	+	+
<i>Hincksia granulosa</i>	+	+	-
<i>Hincksia hincksiae</i> (Harvey) Silva in Silva, Meñez & Moe	-	+	-
<i>Hincksia mitchelliae</i> (Harvey) Silva	-	+	-
<i>Hincksia ovata</i> (Kjellman) Silva in Silva, Meñez & Moe	-	+	-
<i>Hincksia sandriana</i> (Zanardini) Silva in Silva, Meñez & Moe	-	+	+
<i>Hincksia secunda</i>	*	+	-
<i>Kuckuckia kylinii</i> Cardinal	-	+	-
<i>Laminaria hyperborea</i> (Gunnerus) Foslie	+	-	-
<i>Laminaria ochroleuca</i>	+	-	+
<i>Laminaria rodriguezii</i> Bornet	-	-	+
<i>Liebmannia leveillei</i>	*	+	-
<i>Litosiphon laminariae</i> (Lyngbye) Harvey	+	-	-
<i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Womersley ex Oliveira	-	-	+
<i>Mesogloia vermiculata</i> (Smith) Gray	-	+	-
<i>Myriactula rivulariae</i> (Suhr) Feldmann	-	-	+
<i>Myriactula stellulata</i> (Harvey) Levring	-	-	+
<i>Myrionema strangulans</i>	+	+	-
<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanardini	-	-	+
<i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy in Taylor	-	Mac	+

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Petroderma maculiforme</i>	*	-	-
<i>Phycocelis foecunda</i>	*	-	-
<i>Phyllariopsis brevipes</i> (C. Agardh) Henry & South	-	-	+
<i>Phyllariopsis purpurascens</i> (C. Agardh) Henry & South	-	-	+
<i>Pseudolithoderma extensum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Lund	-	+	-
<i>Pseudolithoderma roscoffense</i>	*	-	-
<i>Punctaria latifolia</i>	C	-	-
<i>Punctaria plantaginea</i> (Roth) Greville	-	+	-
<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	-	+	-
<i>Saccharina latissima</i>	+	+	
<i>Saccorhiza polyschides</i>	+	+	+
<i>Sargassum muticum</i>	*	-	-
<i>Sauvageaugloia griffithsiana</i> (Griffiths ex Harvey) Hamel ex Kylin	-	+	-
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	*	+	+
<i>Microspongium gelatinosum stadium</i>	*	-	-
<i>Spatoglossum solierii</i> (Chauvin ex Montagne) Kützing	-	+	+
<i>Spermatocnus paradoxus</i> (Roth) Kützing	-	-	+
<i>Sphacelaria caespitula</i> Lyngbye	-	+	-
<i>Sphacelaria cirrosa</i>	+	+	+
<i>Sphacelaria fusca</i> (Hudson) Gray	-	-	+
<i>Sphacelaria plumula</i>	*	+	+
<i>Sphacelaria rigidula</i>	+	+	+
<i>Sporocnus pedunculatus</i> (Hudson) C. Agardh	-	+	+
<i>Stictyosiphon adriaticus</i> Kützing	-	-	+
<i>Stilophora tenella</i> (Esper) Silva in Silva, Basson & Moe	-	+	+
<i>Stragularia clavata</i> (Harvey) G. Hamel	+	+	-
<i>Striaria attenuata</i> (C. Agardh) Greville	-	+	-
<i>Stypocaulon scoparium</i>	+	-	+
<i>Symphyocarpus strangulans</i> Rosenvinge	+	+	-
<i>Taonia atomaria</i> (Woodward) J. Agardh	-	+	-
<i>Tilopteris mertensi</i> (Turner) Kützing	-	+	-
<i>Undaria pinnatifida</i>	+	-	-
<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) Furnari in Furnari, Cormacio & Serio	-	-	+
<i>Zonaria flabellata</i> (Okamura) Papenfuss	-	-	+
<i>Zonaria tournefortii</i> (Lamouroux) Montagne	-	-	+
<i>Zosterocarpus oedogonium</i> (Meneghini) Bornet	-	-	+
Chlorophyta			
<i>Acetabularia acetabulum</i> (Linnaeus) Silva	-	-	+
<i>Acrochaete viridis</i>	*		-

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Acrochaete wittrockii</i> (Wille) Nielsen	-	+	-
<i>Bolbocoleon piliferum</i> Pringsheim	-	-	+
<i>Bryopsis hypnoides</i>	*	+	+
<i>Bryopsis plumosa</i>	*	+	+
<i>Caulerpa mexicana</i> Sonder ex Kützing	-	Mac	-
<i>Caulerpa prolifera</i> (Forsskål) J.V. Lamouroux	-	Mac	+
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh	-	-	+
<i>Caulerpa racemosa</i> var. <i>cylindracea</i> (Sonder) Verlaque, Huisman & Boudouresque	-	Mac	-
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing	*	-	+
<i>Chaetomorpha linum</i> (Müller) Kützing	+	+	+
<i>Chaetomorpha ligustica</i>	*	-	-
<i>Cladophora albida</i>	*	+	+
<i>Cladophora battersii</i> Hoek	-	+	-
<i>Cladophora coelothrix</i> Kützing	-	-	+
<i>Cladophora hutchinsiae</i>	+	+	-
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing	+	-	-
<i>Cladophora lehmanniana</i> (Lindenberg) Kützing	+	-	-
<i>Cladophora patentiramea</i> (Montagne) Kützing	-	-	+
<i>Cladophora pellucida</i>	+	+	+
<i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützing	*	-	+
<i>Cladophora pygmaea</i> Reinke	-	+	-
<i>Cladophora retroflexa</i> (Bonnemaison ex P.L. Crouan & H.M. Crouan) Hoek	-	+	-
<i>Cladophora rhodolithicola</i>	*	+	-
<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing	-	-	+
<i>Cladophora sericea</i>	+	+	+
<i>Cladophora socialis</i> Kützing	-	-	+
<i>Cladophoropsis modonensis</i> (Kützing) Reinbold	-	-	+
<i>Codiolum</i> sp. Braun	-	+	-
<i>Codium bursa</i> (Linnaeus) C. Agardh	-	-	+
<i>Codium coralloides</i> (Kützing) Silva	-	-	+
<i>Codium dichotomum</i> (Hudson) Gray	-	-	+
<i>Codium effusum</i> (Rafinesque) Delle Chiaje	-	-	+
<i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i>	*	-	-
<i>Codium tomentosum</i>	+	-	-
<i>Codium vermilara</i>	+	-	+
<i>Dasycladus vermicularis</i> (Scopoli) Krasser	-	-	+
<i>Derbesia marina</i>	*	+	-
<i>Halicystis ovalis</i> (Lyngbye) Areschoug stadium	-	+	-
<i>Derbesia tenuissima</i>	*	-	+

	GALICIA	ATLÁNTICO	MEDITERRÁNEO
<i>Endoderma viride</i> f. <i>majus</i> Børgesen	-	-	+
<i>Entocladia major</i> (Feldmann) Nielsen	-	-	+
<i>Flabellia petiolata</i> (Turra) Nizamuddin	-	+	+
<i>Gomontia polyrhiza</i> (Lagerheim) Bornet & Flahault	+	+	-
<i>Halimeda tuna</i> (Ellis & Solander) Lamouroux	-	-	+
<i>Heterogonium salinum</i> Dangeard	-	+	-
<i>Microdictyon tenuius</i> Gray	-	Mac	+
<i>Ostreobium quekettii</i> Bornet & Flahault	C	+	-
<i>Palmophyllum crassum</i> (Naccari) Rabenhorst	-	-	+
<i>Parvocaulis parvula</i> (Solms-Laubach) Berger, Fettweiss, Gleissberg, Liddle, Richter, Sawitsky & Zuccarello	-	-	+
<i>Phaeophila</i> sp. Hauck	-	+	-
<i>Phaeophila dendroides</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Batters	-	-	+
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Höhnelt ex Marchewianka	-	+	+
<i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> (Zanardini) Børgesen	-	-	+
<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harvey	-	-	+
<i>Rhizoclonium tortuosum</i>	+	+	-
<i>Ulothrix subflaccida</i>	*	-	+
<i>Ulva clathrata</i>	+	+	-
<i>Ulva compressa</i> Linnaeus	+	+	-
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	-	+	-
<i>Ulva pseudocurvata</i>	*	-	-
<i>Ulva rigida</i>	+	+	-
<i>Ulva rotundata</i>	*	-	-
<i>Ulva scandinavica</i>	*	-	-
<i>Ulvaria obscura</i>	+	-	-
<i>Ulvella lens</i>	*	-	+
<i>Ulvella setchellii</i> Dangeard	-	+	-
<i>Umbraulva olivascens</i> (Dangeard) Bae & Lee	+	+	+
<i>Uronema marina</i> Womersley	-	+	-
<i>Valonia macrophysa</i> Kützinger	-	-	+
<i>Valonia utricularis</i> (Roth) C. Agardh	-	-	+

G.- Publicaciones.

A continuación se adjuntan varios artículos relacionados con la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo en Galicia en el contexto de la tesis doctoral:

1. Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. 2006a. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 15: 7-25.
2. Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. 2006b. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 13-26.
3. *Cladophora rhodolithicola* sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maerl beds. 2009. *European Journal of Phycology* 44(2): 155-169.
4. Estructuras sexuales en poblaciones naturales europeas de la especie alóctona *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). 2009b. *Algas, Boletín Informativo de Sociedad Española de Ficología* 42. En prensa.
5. New records of crustose algal species associated to subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain). 2010a. *Botanica Marina* 53(1): 41-61.

1.- Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. 2006a. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 15: 7-25.

Resumen:

Se acomete el primer estudio sobre distribución, abundancia, extensión y flora asociada de los fondos submareales de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Se realizaron 158 prospecciones biológicas en dos épocas del año en los archipiélagos Cortegada, Sálvora, Ons y Cíes mediante muestreo combinado de draga y buceo, localizándose poblaciones de maërl en el 40% de los casos. Los bancos de maërl se localizan exclusivamente en la fachada oriental de los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes, donde ocupan una extensión de 16 km², distribuidos en 47 bancos de maërl puros o mixtos con cascajo, arena y fango. En el aspecto florístico, se presenta un catálogo ficológico compuesto por 130 especies (1 Cyanophyta, 99 Rhodophyta, 20 Phaeophyta y 10 Chlorophyta) asociadas a los bancos de maërl. Destacan por su interés corológico para Galicia: *Antithamnion villosum*, *Ceramium callipterum*, *C. tenuicorne*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiocolax margaritioides*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Dudresnaya verticillata*, *Erythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Hypnea musciformis*, *Porphyrostromium ciliare*, *Spyridia griffithsiana*, *Trailliella intricata* [stadium], *Acinetospora crinita*, *Carpomitra costata*, *Sphacelaria plumula*, *Derbesia tenuissima* y *Ulothrix subflaccida*.

Nova Acta Científica Compostelana (Biología), **15**: 7-25 (2006) - ISSN 1130-9717

Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada

V. PEÑA & I. BÁRBARA

*Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Ciencias
Universidad de A Coruña. 15071 A Coruña*

(Recibido, septiembre de 2006. Aceptado, octubre de 2006)

Resumen

PEÑA, V. & BÁRBARA, I. (2006). Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **15**: 7-25

Se acomete el primer estudio sobre distribución, abundancia, extensión y flora asociada de los fondos submareales de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Se realizaron 158 prospecciones biológicas, en dos épocas del año, en los archipiélagos Cortegada, Sálvora, Ons y Cíes mediante muestreo combinado de draga y buceo, localizándose poblaciones de maërl en el 40% de los casos. Los fondos maërl se localizan exclusivamente en la fachada oriental de los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes, donde ocupan una extensión de 16 km², distribuidos en 47 bancos de maërl puros o mixtos con cascajo, arena y fango. En el aspecto florístico, se presenta un catálogo ficológico compuesto por 130 especies (1 Cyanophyta, 99 Rhodophyta, 20 Phaeophyta y 10 Chlorophyta) asociadas a las poblaciones de maërl. Destacan por su interés corológico para Galicia: *Antithamnion villosum*, *Ceramium callipterum*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiocolax margaritoides*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Dudresnaya verticillata*, *Erythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Hypnea musciformis*, *Porphyrostromium ciliare*, *Spyridia griffithsiana*, *Trailliella intricata* [stadium], *Acinetospora crinita*, *Carpomitra costata*, *Sphacelaria plumula*, *Derbesia tenuissima* y *Ulothrix subflaccida*.

Palabras clave: Algas marinas, flora, vegetación, bentos, distribución, maërl, submareal, Noroeste Península Ibérica, *Lithothamnion corallioides*, *Phymatolithon calcareum*.

Abstract

PEÑA, V. & BÁRBARA, I. (2006). The subtidal maërl beds of Islas Atlánticas National Park (Galicia, Spain): distribution, abundance and associated flora. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, **15**: 7-25

The former study on distribution, abundance and associated flora on subtidal maërl beds from Islas Atlánticas National Park is presented. A total of 158 sampling surveys in Cortegada, Sálvora, Ons and Cíes archipelagos were obtained in two different periods by dredging and SCUBA diving. A 40% of total sampling surveys localized maërl populations which were formed by only non-geniculate coralline algae or mixed with gravel, sand and mud. They were recorded 47 maërl beds that are placed along the eastern side of Sálvora, Ons and Cíes archipelagos, occupying an area of 16 km². The floristic catalogue contains 130 species associated with maërl populations (1 Cyanophyta, 99 Rhodophyta, 20 Phaeophyta and 10 Chlorophyta). Some of these species are biogeographically interesting for the Galician coasts such as *Antithamnion villosum*, *Ceramium callipterum*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiocolax margaritoides*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Dudresnaya*

verticillata, *Erythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Hypnea musciformis*, *Porphyrostomium ciliare*, *Spyridia griffithsiana*, *Trailliella intricata* [stadium], *Acinetospora crinita*, *Carpomitra costata*, *Sphacelaria plumula*, *Derbesia tenuissima* and *Ulothrix subflaccida*.

Keywords: Seaweeds, flora, vegetation, benthos, distribution, maërl, subtidal, northwestern Iberian Peninsula, *Lithothamnion corallioides*, *Phymatolithon calcareum*.

INTRODUCCIÓN

La comunidad marina conocida bajo el término bretón “maërl” hace alusión a la formación vegetal compuesta por coralináceas no geniculadas de lento crecimiento y vida libre, cuya estructura tridimensional sirve como sustrato y refugio de un gran número de especies animales y vegetales (CABIOCH, 1969; ADEY & MCKIBBIN, 1970; BOSENCE, 1983; POTIN *et al.*, 1990; IRVINE & CHAMBERLAIN, 1994; BIRKETT *et al.*, 1998; BLAKE & MAGGS, 2003). La comunidad de maërl es de gran importancia ecológica, por lo que está contemplada en la Red Natura 2000 de la Directiva Hábitat. *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum*, las principales especies formadoras de la comunidad de maërl en el Atlántico Europeo, requieren una protección estricta y son consideradas de interés comunitario, de ahí que hayan sido incluídas en la categoría de “vulnerable” en el Catálogo Gallego de Especies Amenazadas (BÁRBARA *et al.*, 2006). Las dos coralináceas constituyentes mayoritarias del maërl, *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum*, forman depósitos puros o mixtos con cascajo y/o gravas en fondos submareales, euhalinos, de moderada a fuerte velocidad de la corriente, abarcando un límite batimétrico que puede llegar a 35 metros de profundidad en las rías gallegas (MORA, 1980; BÁRBARA *et al.*, 2004).

En comparación con otras regiones europeas, los fondos de maërl en Galicia han sido poco estudiados, procediendo la mayoría de la información de trabajos parciales. MIRANDA (1934), DONZE (1968) y SEOANE-CAMBA & CAMPO-SANCHO (1968) aportaron algunas especies pertenecientes a la flora asociada a los fondos gallegos de maërl. Posteriormente, OTERO-SCHMITT & PÉREZ-CI-

RERA (2002), BARBERÁ *et al.* (2003) y BÁRBARA *et al.* (2004) aportan información sobre algunas poblaciones de las rías de Muros, Vigo y Arousa, respectivamente.

En lo concerniente a investigaciones realizadas en el entorno marítimo del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia, se cuenta con observaciones florísticas de los archipiélagos del Sur (Ons y Cíes) relatados en MIRANDA (1934) y SEOANE-CAMBA & CAMPO-SANCHO (1968). En el primero, se comenta la existencia de lechos de maërl compuestos por *Phymatolithon calcareum* al Este de la isla Ons y se advierte de la posibilidad de que existan más poblaciones encubiertas bajo el nombre de “fondos de cascajo” en las cartas marinas. Por otra parte, SEOANE-CAMBA & CAMPO-SANCHO (1968) dan a conocer un fondo de maërl en el Archipiélago de Cíes, concretamente entre la Isla San Martín e Isla del Faro. Posteriormente, en el cartografiado de los fondos marinos del Parque (XUNTA DE GALICIA, 1993) no se menciona la existencia de fondos de maërl. Sin embargo, el informe del Plan Rector de Uso y Gestión del Parque (MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE, 2005) confirma la presencia de fondos de maërl en el territorio del Parque Nacional, pero sin detallar zonas ni valorar el estado de conservación de los mismos. Respecto a los archipiélagos del Norte (Cortegada y Sálvora) no existen antecedentes; tan sólo la información contenida en KOLDIJK (1968) y DONZE (1968) sobre la costa circundante al entorno exterior del archipiélago de Sálvora.

Dada la escasa información disponible sobre los fondos de maërl en el territorio marítimo del Parque Nacional de las Islas Atlánticas y en el contexto de las investigaciones que actualmente está realizando el equipo de Algas Marinas de la Universidad de A Coruña, se acomete el primer

Peña, V. & Bárbara, I.: Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas 9

estudio extensivo de los fondos de maërl de las Islas Atlánticas, con el objeto de dar a conocer la distribución, abundancia y diversidad florística de esta comunidad marina protegida. Se pretende contribuir a mejorar el conocimiento de la diversidad marina de estos archipiélagos cuya carencia aparece reflejada en el Plan Rector de Uso y Gestión del Parque (MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE, 2005) y defender la protección de esta comunidad de alto valor ecológico la cual está amenazada por artes de pesca, fondeo no regulado, enterramiento por detritus procedente de la acuicultura, etc. (DE GRAVE & WHITAKER, 1999; BIOMAERL team, 1999; HALL-SPENCER & MOORE, 1999; GRALL & HALL-SPENCER, 2003; WILSON *et al.*, 2004; PEÑA *et al.*, 2006).

MATERIAL Y MÉTODOS

El entorno marino del Parque Nacional Marítimo-Terrestre Islas Atlánticas (Fig. 1) comprende una extensión de 7285 hectáreas marinas repartidas a lo largo de las Rías Baixas de Galicia y está formado, de norte a sur, por los archipiélagos de Cortegada y Sálvora (Ría de Arousa), Ons (Ría de Pontevedra) y Cíes (Ría de Vigo). La geomorfología del parque nacional es variable. Los archipiélagos de Cortegada y Sálvora comprenden islotes de extensión variable y orografía suave, mientras que el archipiélago de Ons y, especialmente el de Cíes, presentan un tipo de costa abrupta con acantilados en su fachada occidental y playas y barras arenosas en la cara oriental más protegida de la erosión y viento (MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE, 2005).

Se muestrearon los cuatro archipiélagos que componen el Parque Nacional de las Islas Atlánticas mediante draga y buceo autónomo, en dos épocas del año (otoño-invierno y primavera-verano) durante los años 2003 (noviembre), 2005 (febrero, junio y diciembre) y 2006 (junio). En total, se han realizado 158 prospecciones biológicas, de las cuales se localizó fondo de maërl en el 40% de los casos. La extensión de fondos de maërl y su número es variable, así como el porcentaje de cobertura, desde fondos extensos y puros de

maërl, hasta mixtos con cascajo, gravas, arena o fango. El muestreo ha permitido cuantificar la abundancia y extensión de los fondos de maërl y establecer la distribución y cartografía de los mismos. Todo esto sirve para delimitar áreas de mayor extensión y cobertura de maërl, con objeto de aportar información que sirva para la protección y conservación de los mismos, debido a que son ejemplos representativos de la comunidad de maërl en la costa Atlántica Peninsular.

Del total de 158 muestras recolectadas en el entorno del Parque, el 80% correspondieron a muestras extraídas utilizando draga de arrastre y el 20% a muestras recolectadas *in situ* mediante buceo autónomo. Se utilizó una draga de arrastre “tipo naturalista” con marco de 40 x 20 cm y copo de 30 cm (Figs. 2 A-D) en lances de 20-40 metros. Las muestras de dragado han sido utilizadas en su mayoría para completar los datos florísticos ya que cubrieron amplias zonas de la costa adyacente a las Islas. También permitieron delimitar los bancos y realizar la cartografía, ya que los dragados se ubicaron a lo largo de transectos radiales que permitieron realizar una valoración de la cobertura de maërl y extensión de las poblaciones y obtener información a diferentes profundidades. Se establecieron como bancos de maërl aquellas poblaciones de extensión superior a 50 metros de diámetro. Para la toma de muestras y su ubicación en la costa, se utilizaron cuadrículas de 1 km², que fueron subdivididas en unidades de 100 x 100 metros. En el mar se localizaron las cuadrículas mediante GPS, muestreándose las cuadrículas susceptibles de albergar poblaciones de maërl basándose en la naturaleza del fondo según se indica en las cartas marinas.

Las muestras obtenidas mediante buceo autónomo (Figs. 2 E, F), han servido para la observación directa de la flora en pequeñas áreas de hasta 500 m² de extensión, que fueron previamente seleccionadas con la distribución de bancos obtenida mediante los dragados. Con los muestreos mediante buceo autónomo se obtuvieron registros *in situ* de parámetros biológicos como porcentaje de recubrimiento de las principales especies, proporción de co-

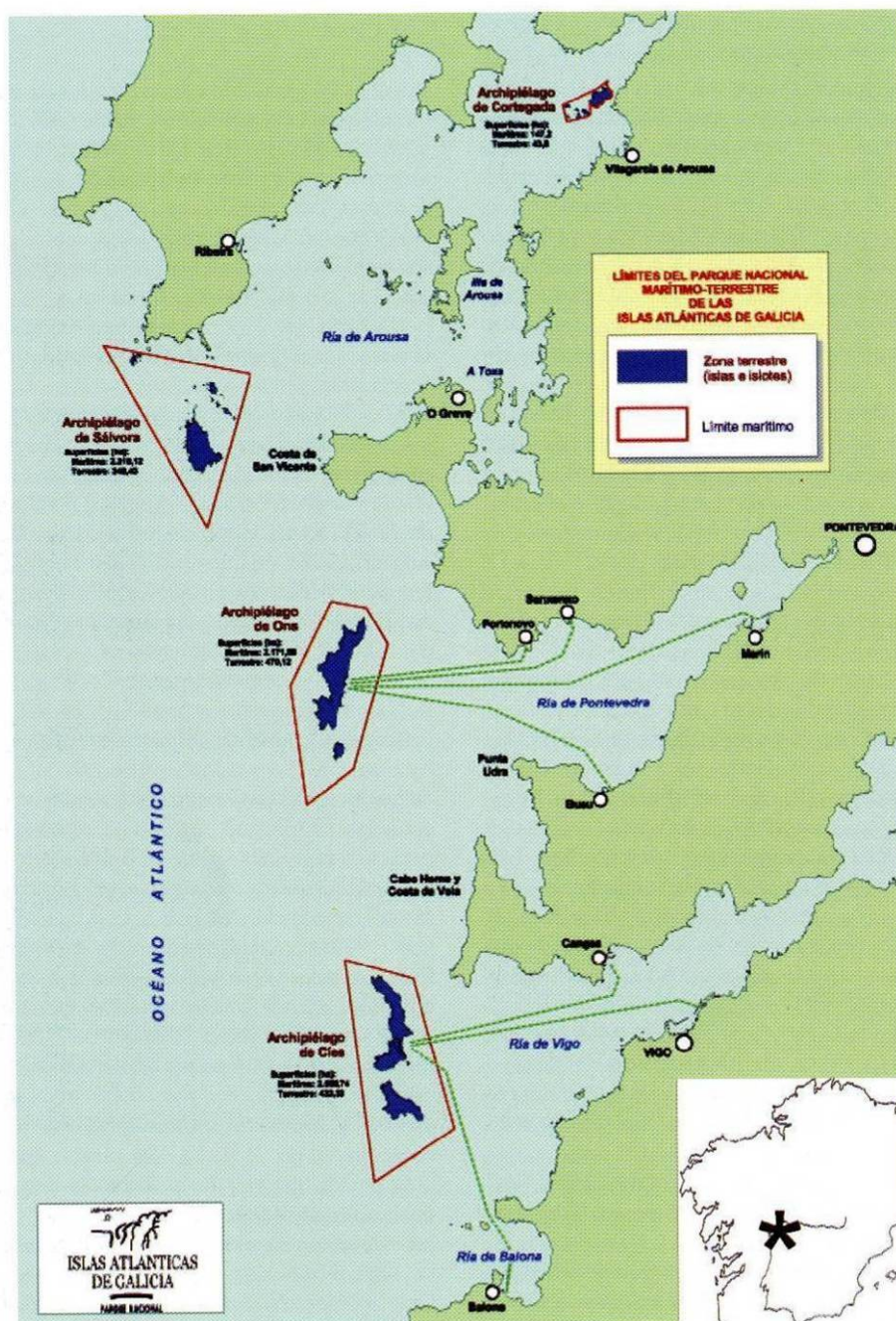


Fig. 1. Localización del Parque Nacional de las Islas Atlánticas: Archipiélagos de Cortegada y Salvora (Ría de Arousa), Ons (Ría de Pontevedra) y Cíes (Ría de Vigo).

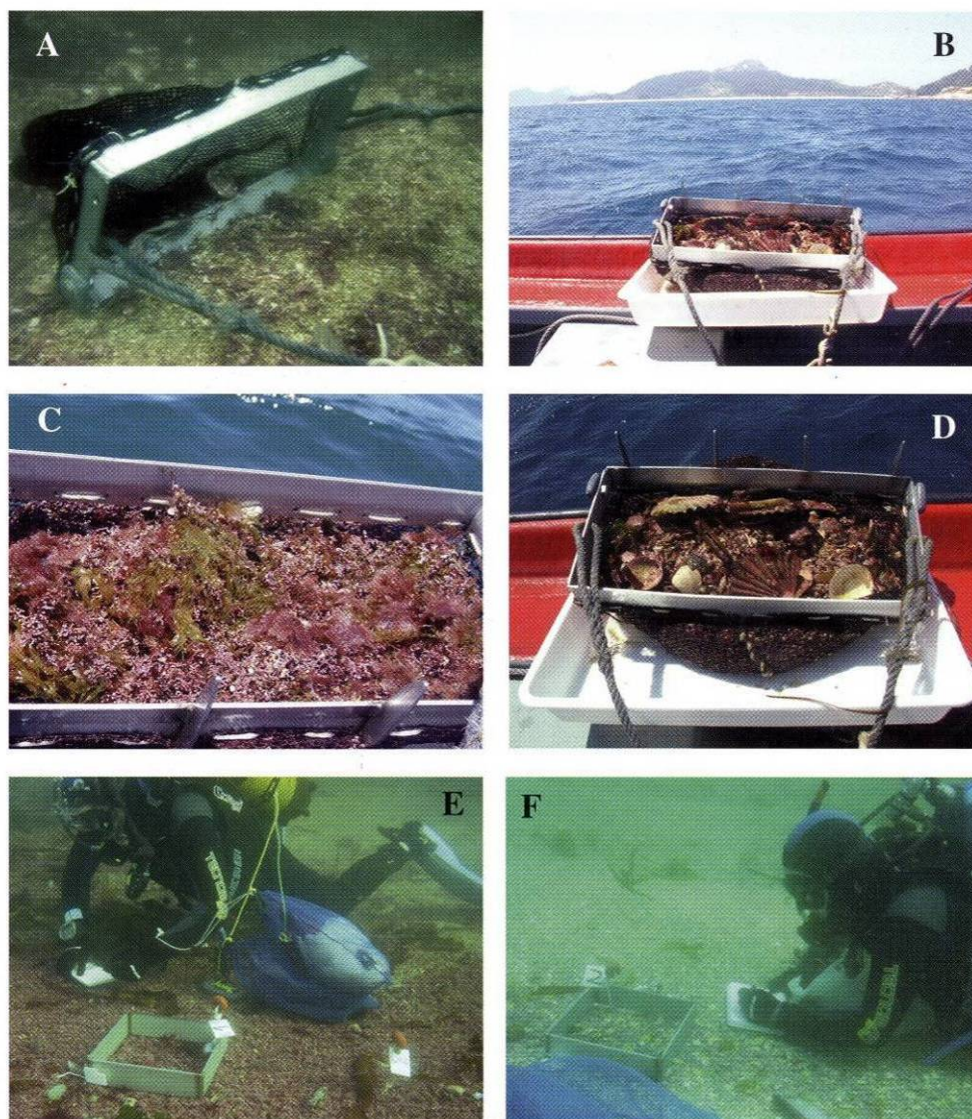


Fig. 2. Metodología de muestreo submareal en el Parque Nacional de las Islas Altánticas. A y B: Recolección mediante draga de arrastre. C: Muestra de maërl con *Phymatholithon calcareum* y epiflora asociada, principalmente *Plocamium cartilagineum* y *Dictyota dichotoma*. D: Muestra mixta de maërl y cascajo. E y F: Muestreo mediante escafandra autónoma de buceo en unidades de 25x25 cm.

bertura de maërl vivo (color rosado) frente al muerto (color blanco), espesor (cm) de la capa viva de maërl, así como observación directa y recolección de la flora. En cada área de 500 m² se realizaron estimas visuales del recubrimiento para la mayoría de las especies en 3 réplicas de 625 cm², que sirvieron para el cálculo del porcentaje medio de cobertura por especie. La muestra de cada réplica era recolectada en su totalidad para su posterior estudio en el laboratorio, debido a que muchas especies pasan desapercibidas debido a su pequeño tamaño. Paralelamente, se obtuvieron datos abióticos relacionados con las condiciones oceanográficas dominantes, tales como profundidad, salinidad, tipo de sustrato, presencia/ausencia de ripples, etc. Las muestras fueron preservadas en agua de mar formolada al 4%, en oscuridad y frío (4°C) hasta su estudio en el laboratorio mediante estereomicroscopio y microscopio óptico. El material testigo de herbario ha sido depositado en el herbario SANT-Algae de la Universidad de Santiago de Compostela.

Para el catálogo florístico de la flora asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas, se ha utilizado la información de las especies y del porcentaje de cobertura de las mismas en las muestras. Se ha aplicado la escala semicuantitativa de abundancias de CONNOR *et al.* (1997), la cual considera el porcentaje de cobertura para cada especie, ponderado con la forma de crecimiento y el tamaño del individuo.

RESULTADOS

Distribución de los fondos de maërl

Se han localizado fondos de maërl en los archipiélagos externos del Parque Nacional, sin embargo no existen bancos de maërl en el archipiélago interno de la ría de Arousa (Cortegada). Las poblaciones de maërl se localizan en la fachada oriental, y más protegidas del oleaje, de los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes, abarcando una extensión de 16 km². Se ha registrado un total de 47 bancos (Tabla I), los cuales presentan diferentes porcentajes de cobertura: 12 bancos 75-100% maërl, 10 bancos

25-75% maërl, 10 bancos <25 % maërl y 15 bancos con maërl muy disperso. Se han encontrado bancos compuestos por maërl puro o mixtos con cascajo, piedra, grava, arena o fango. En la mayoría de los bancos se encontró *Phymatolithon calcareum* como especie dominante (con elevados porcentajes de cobertura) frente a la otra coralinácea *Lithothamnion coralloides*, la cual mostró coberturas inferiores al 5%. En general, los bancos de mayor extensión y cobertura de maërl presentan una elevada proporción de maërl vivo frente al muerto, lo que denota un buen estado de conservación. El archipiélago de Sálvora es el que presenta mayor superficie de ocupación, porcentaje de cobertura de maërl y espesor de capa viva de coralináceas, seguido por el Cíes y Ons. Sin embargo, Ons aporta un mayor número de bancos, aunque con escasa cobertura de maërl, que a su vez aparece mezclada con cascajo. La profundidad a la que se encontraron poblaciones de maërl ha sido muy amplia (3-30 m), con óptimos de 4-12 m en Sálvora frente a 12-15 m en Ons y Cíes. Basándose en los actuales estudios que estamos realizando en Galicia, el 33% de los bancos de maërl están ubicados en el Parque Nacional; y en relación a la proporción de ocupación de cada archipiélago y su ría asociada, Sálvora alberga el 22% de bancos de la ría de Arousa, Ons contiene el 31% del total de la ría de Pontevedra y Cíes contiene el 33% de bancos de maërl de la ría de Vigo.

En el archipiélago de Sálvora (Fig. 3, Tabla I) los bancos de maërl están distribuidos en la fachada nordeste con una extensión total de 6 km². Los bancos más abundantes se encuentran entre las islas e islotes adyacentes a la isla de Sálvora (Vionta, Noro y Erbosa). La mayoría de los bancos presentan altos porcentajes de maërl (75-100%), elevada proporción de maërl vivo/muerto (80-100%) y gran espesor de capa viva (hasta 20 cm). En total se ha contabilizado un total de 14 bancos, con intervalo de profundidad óptimo entre 4 y 12 metros. Es de destacar que se han detectado frecuentes megaripples (Fig. 7), con maërl muerto y fragmentado en las crestas del ripple y maërl vivo en las zonas de valle, donde se desarrolla la flora asociada.

Peña, V. & Bárbara, I.: Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas 13

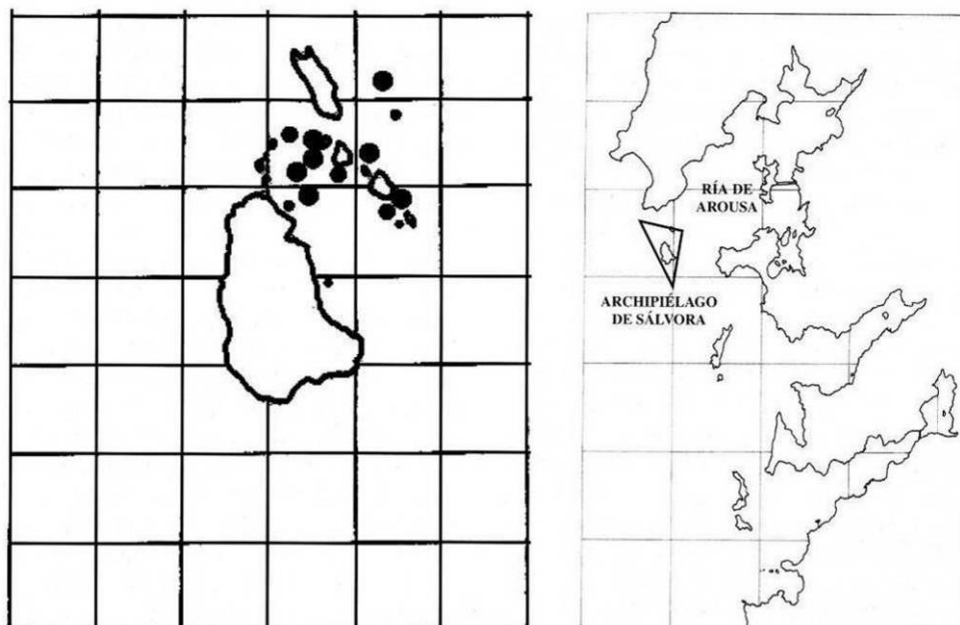


Fig. 3. Distribución y porcentaje de cobertura de maërl en el archipiélago de Sálvora, Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Cobertura: ●: 75-100%, ●: 25-75%, ●: 5-25%, ●: <5%.

TABLA I. Fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes): superficie ocupada, número de bancos y porcentaje de cobertura de maërl

	Extensión (km ²)	Número de bancos	Porcentaje de cobertura de maërl			
			<5%	5-25 %	25-75%	75-100%
Sálvora	6	14	2	2	3	7
Ons	5	17	10	3	2	2
Cíes	5	16	3	5	5	3
Total	16	47	15	10	10	12

En el **archipiélago de Ons** (Fig. 4, Tabla I) los bancos se localizan en la fachada Este de la isla y abarcan una extensión de 5 km², repartida en 17 bancos. La amplitud batimétrica varía entre 10 y 26 metros de profundidad, con óptimo a 13 metros. En Ons se encuentra el mayor número de bancos, pero la mayoría tienen baja proporción de maërl (Tabla I, Fig. 7). En el tramo Norte, comprendido entre la Playa de Melide y

la Punta del Centolo, se concentran los bancos más importantes los cuales alcanzan coberturas de 75-100% de maërl, elevada proporción de maërl vivo/muerto (50-80% vivo) y 5 cm de espesor de la capa viva. Es común, la existencia de megaripples provocados por las fuertes corrientes a las que está sometida la comunidad en la zona Norte. Al igual que sucede en Sálvora, las crestas de los ripples están formadas por maërl

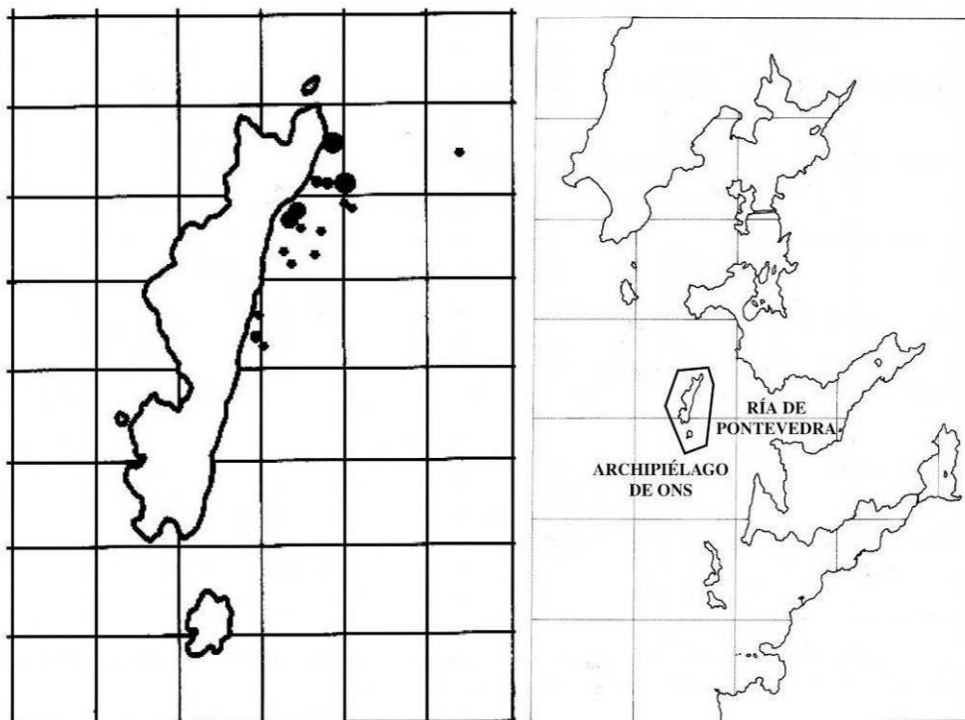


Fig. 4. Distribución y porcentaje de cobertura de maërl en el archipiélago de Ons, Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Cobertura: ●: 75-100%, ●: 25-75%, ●: 5-25%, ●: <5%.

muerto y fragmentado, mientras que los valles por maërl vivo con su flora asociada. Al contrario de lo que sucede en la zona Norte, en el tramo Sur los bancos son menos abundantes (<25% maërl) y se presentan como fondos mixtos con cascajo y piedra.

En el archipiélago de Cíes (Fig. 5, Tabla I) los bancos de maërl se localizan en la fachada sureste (entre las dos islas) y alcanzan una extensión de 5 km², repartida en 16 bancos. La amplitud batimétrica de los bancos osciló entre 8 y 26 metros de profundidad, con óptimo entre los 12-15 metros. Se han observado megaripples (Fig. 7) en la zona de canal entre islas, disponiéndose el maërl muerto en las crestas y el maërl vivo los valles. Los bancos más abundantes (75-100% maërl) presentan elevada proporción de maërl vivo/muerto (60-100%) y hasta 5 cm

de espesor de capa viva, se sitúan en la zona de canal entre estas dos islas y en el área de Cabo Vicos. En el resto del archipiélago, los bancos son menos abundantes y aparecen mixtos con cascajo, gravas, arena y fango.

Flora ficológica de los fondos de maërl

El catálogo florístico de la epiflora de los fondos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas se presenta en la Tabla II, donde se indica la abundancia relativa para cada especie por archipiélago y época del año, así como la profundidad de recolección. Según se puede observar en la Tabla III, el número de especies (incluyendo estadios de ciclos) asciende a 130 especies (1 Cyanophyta, 99 Rhodophyta, 20 Phaeophyta y 10 Chlorophyta) lo que denota

Peña, V. & Bárbara, I.: Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas 15

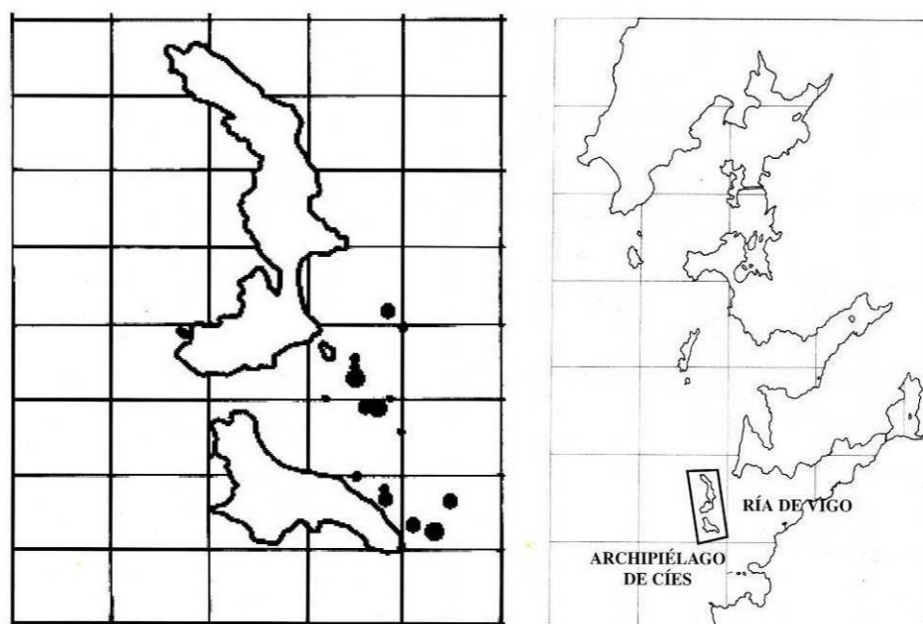


Fig. 5. Distribución y porcentaje de cobertura de maërl en el archipiélago de Cíes, Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Cobertura: ●: 75-100%, ●: 25-75%, ●: 5-25%, ●: <5%.

una elevada riqueza específica de la comunidad en el Parque. *Antithamnion villosum*, *Ceramium callipterum*, *Crouania attenuata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiocolax margaritoides*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Dudresnaya verticillata*, *Erythroglossum lacinia-tum*, *E. lusitanicum*, *Halarachnion ligulatum* y su fase esporofítica *Cruoria rosea* [stadium], *Herposiphonia secunda*, *Hypnea musciformis*, *Microcladia glandulosa*, *Pleonosporium flexuo-sum*, *Porphyrostromium ciliare*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Spyridia griffithsiana*, *Trailliella intricata* [stadium], *Acinetospora crinita*, *Carpomitra costata*, *Sphacelaria plumula*, *Derbesia tenuissima* y *Ulothrix subflaccida* destacan por su interés corológico para Galicia.

Según se puede observar en la Tabla III, el archipiélago de Sálvora es el que presenta mayor número de especies (102), seguido de Cíes (95) y Ons (88). Del total de la flora, el

45% de las especies son comunes a los tres archipiélagos, mientras que los porcentajes de especies exclusivas para cada archipiélago son de 12% para Sálvora, 6% para Ons y 7% para Cíes. La mayoría de las especies comunes a los tres archipiélagos son algas rojas entre las que destacan *Cryptopleura ramosa*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Plocamium cartilagineum*, *Stenogramme inte-rrupta*, así como los feófitos *Dictyota dichotoma* y *Aglaozonia parvula* [stadium] y los clorófitos *Ulva rigida* y *Cladophora rupestris*.

La variación en el número de especies entre el período primavera-verano y otoño-invierno (Fig. 6) denota una marcada estacionalidad de la flora asociada al maërl, ya que la diversidad estival duplica a la invernal, (103/59) en Sálvora, Cíes (89/48) y Ons (74/53). Diversas algas rojas como *Antithamnionella ternifolia*, *Apoglossum*

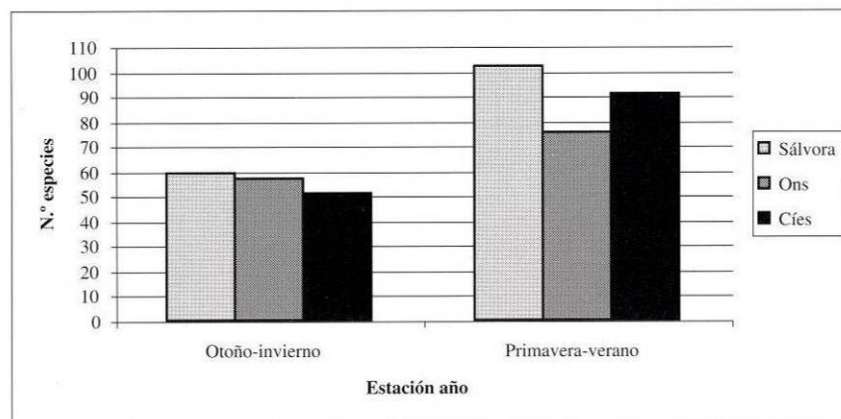


Fig. 6. Variación estacional (otoño-invierno y primavera-verano) del número de especies de la epiflora asociada a los bancos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas, archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes.

ruscifolium, *Asparagopsis armata*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Brongniartella byssoides*, *Callophyllis laciniata*, *Calliblepharis jubata*, *Cryptopleura ramosa*, *Halarachnion ligulatum*, *Lomentaria clavellosa*, *Plocamium cartilagineum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Stenogramme interrupta*, *Sphondylothamnion multifidum* son especialmente abundantes en la época estival en comparación con la invernal. A esto hay que sumar el gran desarrollo que alcanza la feofíceea *Dictyota dichotoma* y la clorofíceea *Ulva rigida* en primavera y verano (Fig. 8). Al margen de la evidente estacionalidad de la epiflora asociada al maërl, la abundancia de algunas especies como *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Spermothamnion repens*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita* y *Chondracanthus acicularis* se mantiene más o menos constante todo el año (Fig. 8), al igual que sucede especies incrustantes como *Aglaozonia parvula* [stadium], *Cruoria cruoriaformis* y *Cruoria rosea* [stadium]. Hay que destacar que algunas son importantes estabilizadores de los talos de coralináceas y cascajo al mantener unidos los diferentes rodolitos (BIRKETT *et al.*, 1998; BÁRBARA *et al.*, 2004).

Los fondos de maërl del Parque Nacional están influenciados por colonización de especies

alóctonas dada la proximidad de los mismos a las zonas de cultivos marinos de las Rías. Entre las 8 especies alóctonas catalogadas en los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes, destacan por su tamaño y abundancia las algas pardas *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida* y *Colpomenia peregrina* y los rodófitos *Heterosiphonia japonica*, *Asparagopsis armata*, así como su fase esporofítica *Falkenbergia rufolanosa* [stadium].

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el catálogo de la epiflora asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Tabla II) se da a conocer un elevado número de especies (130) si se compara con los trabajos de referencia más importantes realizados en las Islas Británicas (BIRKETT *et al.*, 1998) y en la Bretaña francesa (CABIOCH, 1969), en los cuales aparecen registradas 152 y 88 especies, respectivamente. Hasta el momento, en Galicia, el catálogo más extenso estaba contenido en BÁRBARA *et al.* (2004) en el cual aparecen registradas 68 especies para un único banco de maërl de la Ría de Arousa. Sin embargo, conviene destacar que a pesar de que el actual catálogo del Parque duplica en número de especies al citado trabajo, espe-

Peña, V. & Bárbara, I.: Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas 17

 TABLA II. Lista alfabética de la flora algal asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes). Para cada especie se indica el intervalo batimétrico en el que se recolectó y la abundancia por archipiélago y época del año, según la escala de CONNOR *et al.* (1997): r = raro, o = ocasional, f = frecuente, c = común, a = abundante, s = superabundante

	Profundidad (metros)	Sálvora otoño invierno	Sálvora primavera verano	Ons otoño invierno	Ons primavera verano	Cíes otoño invierno	Cíes primavera verano
Cyanophyta							
<i>Hyella caespitosa</i> Bornet & Flahault	3-30	r	o	r	r	o	r
Rhodophyta							
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin	3-20	r	o	-	o	o	o
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Feldmann & Feldmann-Mazoyer	11-20	-	-	r	-	-	r
<i>Aglaothamnion hookeri</i> (Dillwyn) Maggs & Hommersand	3-20	r	-	-	r	r	r
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i> (P. Crouan & H. Crouan) L'Hardy-Halos	3-20	r	r	-	-	-	r
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i> (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer	3-20	r	r	-	-	-	r
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Ahnfeltiopsis devoniensis</i> (Greville) P.C. Silva & DeCew	3-20	e	o	r	o	r	o
<i>Anotrichium furcellatum</i> (J. Agardh) Baldock	3-20	-	o	-	-	-	-
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	3-20	-	-	r	o	-	-
<i>Antithamnion villosum</i> (Kützinger) Athanasiadis	3-20	-	o	-	-	-	r
<i>Antithamnionella ternifolia</i> (J.D. Hooker & Harvey) Lyle	3-30	-	r	r	o	r	o
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	3-20	o	o	-	o	-	r
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey	3-20	o	a	-	o	-	-
<i>Falkenbergia rufolanosa</i> (Harvey) F. Schmitz [stadium]	3-20	o	f	-	o	o	f
<i>Boergesenella fruticulosa</i> (Wulfen) Kylin	3-20	-	-	-	-	r	o
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C. Agardh	3-20	-	o	-	o	-	o
<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough & Woodward) Schmitz	3-20	-	r	-	o	-	o
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützinger	3-20	-	-	-	-	r	o
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough & Woodward) Kützinger	3-20	-	o	-	-	-	f
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) S.F. Gray	3-20	-	o	-	r	r	r
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützinger	3-20	-	a	-	-	-	o
<i>Ceramium callipterum</i> Feldmann-Mazoyer	11-20	-	r	-	-	-	-
<i>Ceramium ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluzeau	3-20	r	o	-	r	-	-
<i>Ceramium echionotum</i> J. Agardh	3-20	o	o	r	-	r	r
<i>Ceramium flaccidum</i> (Harvey ex Kützinger) Ardissonne	3-20	o	o	r	r	-	r
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye	3-20	-	r	-	-	-	r
<i>Ceramium strictum sensu</i> Harvey	11-20	-	-	-	r	-	r
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	3-20	-	o	r	-	-	o
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	3-20	a	f	-	o	r	r
<i>Chondracanthus teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützinger	3-20	o	r	-	r	-	-
<i>Chondria coerulescens</i> (J. Agardh) Falkenberg	3-20	c	-	-	o	r	c
<i>Chondria scintillans</i> Feldmann-Mazoyer	3-10	-	o	-	-	-	r
<i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga	3-20	-	r	r	r	-	r
<i>Compsothamnion thuyoides</i> (J.E. Smith) Nägeli	3-20	r	-	r	-	-	r
<i>Corallina elongata</i> J. Ellis & Solander	3-20	o	r	o	o	r	r
<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh	11-20	-	-	-	r	-	-

TABLA II (continuación). Lista alfabética de la flora algal asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes). Para cada especie se indica el intervalo batimétrico en el que se recolectó y la abundancia por archipiélago y época del año, según la escala de CONNOR *et al.* (1997): r = raro, o = ocasional, f = frecuente, c = común, a = abundante, s = superabundante

	Profundidad (metros)	Sálvora otoño invierno	Sálvora primavera verano	Ons otoño invierno	Ons primavera verano	Cíes otoño invierno	Cíes primavera verano
<i>Cruoria cruoriaeformis</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Denizot	3-20	r	o	o	f	c	o
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) Kylin ex L. Newton	3-20	o	c	o	f	o	f
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey	3-20	-	o	r	o	-	o
<i>Dasya ocellata</i> (Grateloup) Harvey	3-10	r	-	-	-	-	-
<i>Dudresnaya verticillata</i> (Withering) Le Jolis	3-20	-	r	-	r	-	r
<i>Erythroglossum laciniatum</i> (Lightfoot) Maggs & Hommersand	11-20	-	r	r	-	-	r
<i>Erythroglossum lusitanicum</i> Ardré	3-20	-	o	o	f	o	o
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	3-20	r	r	-	r	-	r
<i>Gastroclonium ovatum</i> (Hudson) Papenfuss	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Gastroclonium reflexum</i> (Chauvin) Kützinger	3-20	o	o	-	f	-	-
<i>Gelidiella calcicola</i> Maggs & Guiry	3-30	a	a	c	c	s	s
<i>Gelidiocolax margaritoides</i> (Martin & Pocock) Fan & Papenfuss	3-10	-	-	-	-	r	-
<i>Gelidium maggsiae</i> Rico & Guiry	3-20	s	s	c	s	s	s
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	11-20	-	-	-	-	r	-
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	3-20	r	-	r	-	r	-
<i>Gigartina pistillata</i> (S.G. Gmelin) Stackhouse	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Gracilaria gracilis</i> (Stackhouse) Steentoft, Irvine & Farnham	3-20	f	c	o	o	c	c
<i>Gracilaria multipartita</i> (Clemente) Harvey	3-20	o	o	o	o	c	o
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne	11-20	-	r	-	-	-	-
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh	3-10	-	o	-	-	-	-
<i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodward) Kützinger	3-20	-	-	-	r	-	o
<i>Cruoria rosea</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) P.L. & H.M. Crouan [stadium]	11-20	-	-	-	-	-	r
<i>Halurus flosculosus</i> (J. Ellis) Maggs & Hommersand	3-30	o	o	r	r	-	o
<i>Halymenia latifolia</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan ex Kützinger	3-20	-	-	-	r	-	o
<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn	3-10	r	-	-	-	-	r
<i>Heterosiphonia japonica</i> Yendo	3-20	r	o	r	o	o	o
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (J. Ellis) Batters	3-20	r	-	-	-	-	o
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J.V. Lamouroux	3-20	-	r	-	-	-	r
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) F.S. Collins & Hervey	3-30	o	o	r	f	o	o
<i>Jania longifurca</i> Zanardini	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux	3-20	f	o	r	o	-	o
<i>Kallymenia reniformis</i> (Turner) J. Agardh	3-20	r	r	-	-	-	-
<i>Laurencia pyramidalis</i> Bory de Saint-Vincent ex Kützinger	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi	3-20	o	o	r	-	-	-
<i>Lithothamnion corallioides</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) P.L. Crouan & H.M. Crouan	3-20	o	o	r	o	o	o
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Turner) Gaillon	3-20	-	r	-	f	-	o
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) J.V. Lamouroux	3-20	r	r	r	r	r	r
<i>Microcladia glandulosa</i> (Solander ex Turner) Greville	3-10	-	-	-	-	r	-
<i>Monosporus pedicellatus</i> (J.E. Smith) Solier	3-10	-	r	-	-	-	r
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (P.L. Crouan & H.M.							

Peña, V. & Bárbara, I.: Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas 19

 TABLA II (continuación). Lista alfabética de la flora algal asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes). Para cada especie se indica el intervalo batimétrico en el que se recolectó y la abundancia por archipiélago y época del año, según la escala de CONNOR *et al.* (1997): r = raro, o = ocasional, f = frecuente, c = común, a = abundante, s = superabundante

	Profundidad (metros)	Sálvora otoño invierno	Sálvora primavera verano	Ons otoño invierno	Ons primavera verano	Cíes otoño invierno	Cíes primavera verano
Crouan) Falkenberg	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse	3-20	-	-	-	-	-	r
<i>Phymatolithon calcareum</i> (Pallas) Adey & McKibbin	3-30	s	s	s	s	s	s
<i>Pleonosporium borrieri</i> (J.E. Smith) Nägeli	3-20	-	r	r	r	-	r
<i>Pleonosporium flexuosum</i> (C. Agardh) Bornet	3-20	-	o	-	r	-	-
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S. Dixon	3-20	o	s	r	o	f	a
<i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville	11-20	-	o	r	o	-	r
<i>Porphyrostomium ciliare</i> (Carmichael) M.J. Wynne	3-20	r	-	-	r	-	r
<i>Pterocladia capillacea</i> (S.G. Gmelin) Santelices & Hommersand	3-30	o	o	f	f	r	r
<i>Pterosiphonia ardrea</i> Maggs & Hommersand	3-20	-	r	r	r	-	r
<i>Pterosiphonia complanata</i> (Clemente) Falkenberg	3-20	o	o	r	-	r	r
<i>Pterosiphonia parvifolia</i> (Hudson) Falkenberg	3-20	-	o	-	o	-	o
<i>Pterosiphonia pennata</i> (C. Agardh) Falkenberg	3-20	-	r	-	o	-	o
<i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli	3-30	r	o	r	o	r	o
<i>Ptilothamnion sphaericum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan ex J. Agardh) Maggs & Homersand	3-20	o	r	r	o	o	o
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss	3-20	-	o	r	r	-	r
<i>Rhodothamniella floridula</i> (Dillwyn) J. Feldmann	3-20	r	r	r	-	-	-
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann	3-10	r	-	-	-	-	-
<i>Scinaia furcellata</i> (Turner) J. Agardh	3-20	-	o	-	-	-	r
<i>Scinaia interrupta</i> (A.P. De Candolle) M.J. Wynne	3-30	-	o	r	r	-	-
<i>Spermothamnion repens</i> (Dillwyn) Rosenvinge	3-20	o	o	o	o	o	o
<i>Sphondylthamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli	11-20	-	o	-	r	-	r
<i>Spyridia griffithsiana</i> (J.E. Smith) Zuccarello,							
Prud'homme van Reine & Stegenga	3-20	r	r	-	r	-	-
<i>Stenogramme interrupta</i> (C. Agardh) Montagne ex Harvey	3-20	o	f	-	a	o	s
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M. Drew	3-20	r	-	-	r	-	r
<i>Tiffaniella capitata</i> (Schousboe ex Bornet) Doty & Meñez	3-20	-	o	-	r	-	o
<i>Titanoderma pustulatum</i> (J.V. Lamouroux) Nägeli	11-20	-	-	r	-	-	-
<i>Trailliella intricata</i> Batters [stadium]	3-20	r	o	-	r	r	r
Phaeophyta							
<i>Acinetospora crinita</i> (Carmichael) Sauvageau	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Aglaozonia parvula</i> (Greville) Zanardini [stadium]	3-20	f	f	r	r	f	o
<i>Asperococcus ensiformis</i> (Delle Chiaje) M.J. Wynne	11-20	-	r	-	-	-	-
<i>Carpometia costata</i> (Stackhouse) Batters	11-20	-	o	-	-	-	-
<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau	3-20	-	a	-	-	-	r
<i>Cystoseira baccata</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	3-20	o	-	o	-	-	-
<i>Cystoseira nodicaulis</i> (Withering) M. Roberts	11-20	-	-	-	c	-	-
<i>Cystoseira usneoides</i> (Linnaeus) M. Roberts	3-20	-	o	-	-	o	-
<i>Dictyopteris polypodioides</i> (A.P. De Candolle) J.V. Lamouroux	3-10	-	o	-	-	-	r
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	3-20	o	s	-	s	r	s
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützting	11-20	-	r	-	-	-	r
<i>Laminaria ochroleuca</i> Bachelot de la Pylaie	11-20	-	o	-	o	-	-

TABLA II (continuación). Lista alfabética de la flora algal asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes). Para cada especie se indica el intervalo batimétrico en el que se recolectó y la abundancia por archipiélago y época del año, según la escala de CONNOR *et al.* (1997): r = raro, o = ocasional, f = frecuente, c = común, a = abundante, s = superabundante

	Profundidad (metros)	Sálvora otoño invierno	Sálvora primavera verano	Ons otoño invierno	Ons primavera verano	Cíes otoño invierno	Cíes primavera verano
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters	11-20	-	-	r	-	-	-
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	3-10	-	o	-	-	o	r
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	11-20	-	-	r	-	-	-
<i>Sphacelaria plumula</i> Zanardini	3-10	-	-	-	-	r	-
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützinger	3-20	-	-	-	r	r	-
<i>Stypocaulon scoparium</i> (Linnaeus) Kützinger	11-20	-	-	r	-	-	-
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar	11-20	-	-	-	c	-	-
Chlorophyta							
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	11-20	-	o	-	-	-	r
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützinger	3-20	o	o	r	o	r	r
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützinger	3-20	o	o	-	o	r	r
<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützinger	3-20	o	o	r	o	r	o
<i>Codium tomentosum</i> Stackhouse	3-10	-	r	-	-	-	-
<i>Codium vermilara</i> (Olivier) Delle Chiaje	11-20	-	r	-	-	-	-
<i>Derbesia tenuissima</i> (Moris & De Notaris) P.L. Crouan & H.M. Crouan	3-20	r	-	r	-	-	-
<i>Ulothrix subflaccida</i> Wille	11-20	-	-	r	r	-	r
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	3-20	f	a	r	f	r	f
<i>Ulvella lens</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan	3-20	-	r	-	-	-	r

cíes como *Drachiella minuta* (Kylin) Maggs & Hommersand, *D. spectabilis* Ernst & Feldmann, *Peyssonnelia atropurpurea* P.L. Crouan & H.M. Crouan, *P. dubyi* P.L. Crouan & H.M. Crouan, *Polyneura bonnemaisonii* (C. Agardh) Maggs & Hommersand, *Cutleria multifida* (Smith) Greville, *Desmarestia dudresnayi* Lamouroux ex Leman o *Symphycarpus strangulans* Rosenvinge no han sido encontradas en el Parque Nacional. Algunas de ellas son especies comunes en otros fondos gallegos de maërl, por lo que no se descarta que sean posteriormente recolectadas y se incorporen al catálogo del Parque Islas Atlánticas. Un estudio más intensivo florístico y fenológico en poblaciones seleccionados, aportaría nuevas especies no contempladas hasta el momento y que son de probable aparición.

En el presente trabajo se ha incrementado en 4 el número de especies alóctonas con respecto

al informe del Plan Rector de Uso y Gestión del Parque (MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE, 2005). Sin embargo, es necesario destacar que para el conjunto del entorno del Parque Nacional, se han encontrado otras 2 especies alóctonas (*Lomentaria hakodatensis* Yendo y *Dasya sessilis* Yamada) en fondos de cascajo y fango del archipiélago de Cortegada. *Lomentaria hakodatensis* se conoce en Galicia desde hace más de 10 años (BÁRBARA & CREMADES, 1996, VEIGA *et al.*, 1998) pero *Dasya sessilis* ha sido recientemente dada como novedad para el Atlántico Europeo basándose en material gallego (PEÑA & BÁRBARA, 2006). Aunque ambas especies son características de zonas de ría y más protegidas, es posible que se extiendan hacia el Parque, tal como sucede con *Grateloupia turuturu* Yamada, especie igualmente alóctona que generalmente se encuentra en zonas de

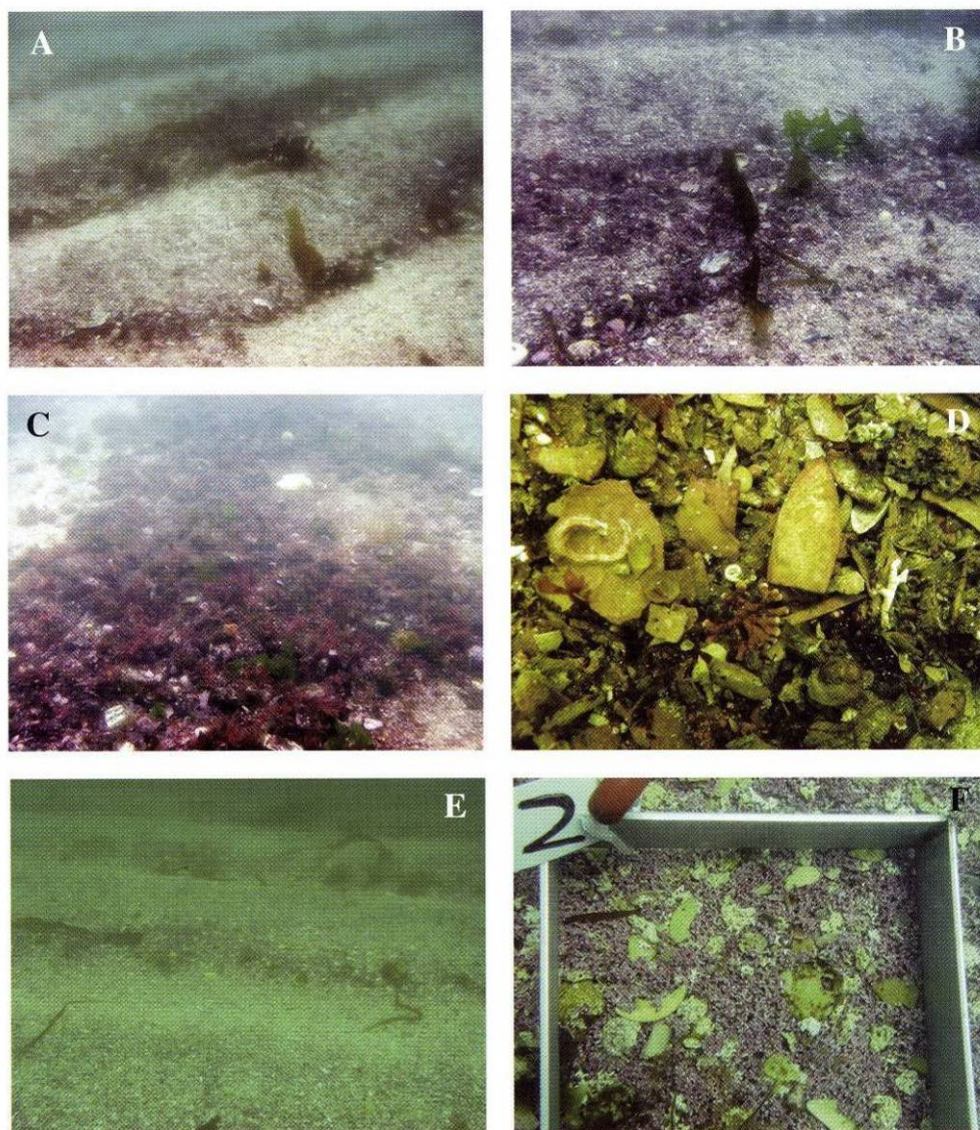


Fig. 7. Aspecto de los bancos submareales de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas. A y B: Ripples con maërl muerto en las crestas y maërl vivo con epiflora en las zonas del valle en Cíes. C: Vegetación densa de algas sobre el maërl en Cíes. D: Fondo de maërl dominado por cascajo en Ons. E: Zona de ripples en Sálvora. F: Fondo de maërl y cascajo procedente de Sálvora.

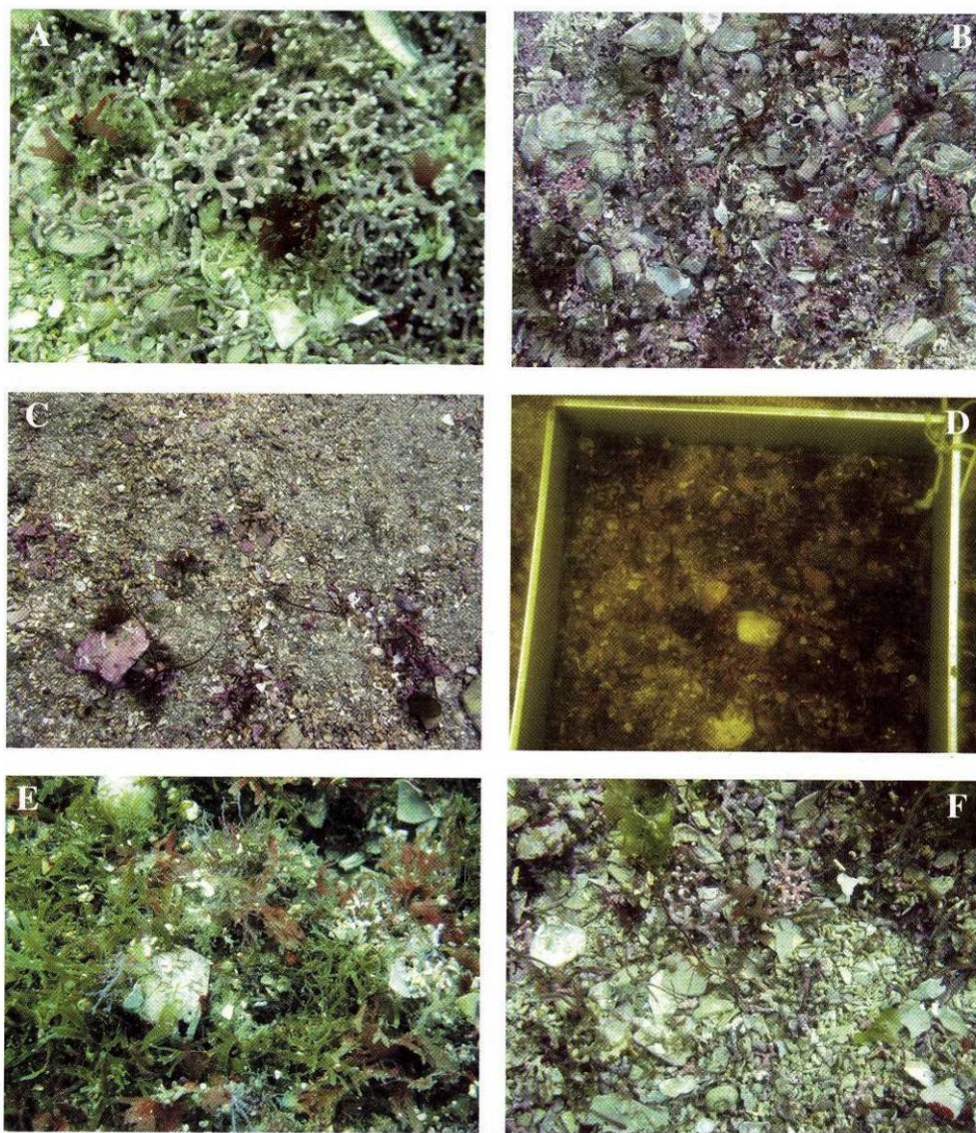


Fig. 8. Aspecto de los bancos submareales de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas. **A y B:** Poblaciones de *Phymatholithon calcareum* y cascajo con epiflora de algas rojas, entre las que se encuentran *Stenogramme interrupta*, *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae*. **C y D:** Poblaciones de *P. calcareum*, cascajo y fango con maërl muerto y algas incrustantes. **E y F:** Poblaciones de *P. calcareum* y cascajo con *Stenogramme interrupta*, *Dictyota dichotoma*, *Chondria coerulescens*, *Ulva rigida*, *Gracilaria gracilis* y algas incrustantes.

TABLA III. Reparto de la flora algal asociada a los fondos de maërl en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas: archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes

	Sálvora	Ons	Cíes	Total
Cyanophyta	1	1	1	1
Rhodophyta	79	71	78	99
Phaeophyta	13	10	9	20
Chlorophyta	9	6	7	10
Total	102	88	95	130

ría, pero que ha sido encontrada en las islas de Ons y Cíes (BÁRBARA & CREMADES, 2004). Considerando la importancia biológica del maërl, como comunidad marina protegida, la extensión que ocupa dentro del Parque Nacional y la representación que tiene en el contexto de Galicia (33%) y del Atlántico Peninsular, así como la proximidad del territorio del Parque a cultivos marinos ampliamente extendidos en las rías que empobrecen la diversidad florística asociada a estos fondos y que son el vector para muchas especies alóctonas, es necesario el establecimiento de planes de conservación específicos para esta comunidad y delimitar áreas restringidas para actividades susceptibles de alterar el fondo. Otra futura actuación conservacionista podría ser la incorporación de otras islas al Parque, como los Xidoiros y el entorno de la Isla Benencia (Ría de Arousa) y la Isla de Tambo (Ría de Pontevedra). Todas ellas presentan fondos de maërl abundantes con una flora asociada muy diversa tal como hemos podido comprobar en los actuales estudios. Concretamente, la Isla de Tambo (fachada Noroeste) alberga un extenso banco de maërl mixto con cascajo, arena y fango en el que han sido catalogadas 65 especies, algunas de ellas contempladas en MIRANDA (1934).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los compañeros de laboratorio Pilar Díaz, Marta Tibaldo, Javier Cremades y Oscar Freire la ayuda brindada en el trabajo de campo. Igualmente agradecemos a la Junta Recreora del Parque Nacional de las Islas Atlánticas la

buen disposición y las facilidades presentadas para la tramitación de los permisos de muestreo. Igualmente, agradecemos las correcciones y sugerencias propuestas por dos revisores anónimos. Contribución a los proyectos de investigación PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) y CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia), este último con cofinanciación FEDER.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADEY, W.H. & MCKIBBIN, D.L. (1970). Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium corallioides* Crouan in the Ría de Vigo. *Botanica Marina*, **13**: 100-106.
- BÁRBARA, I. & CREMADES, J. (1996). Seaweeds of the Ría de A Coruña (NW Iberian Peninsula, Spain) *Botanica Marina*, **39**: 371-388.
- BÁRBARA, I. & CREMADES, J. (2004). *Grateloupia lanceola* versus *Grateloupia turuturu* (Gigartinales, Rhodophyta) en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **61**: 103-118.
- BÁRBARA, I., CREMADES, J. & VEIGA, A.J. (2004). A floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis*, **28**: 35-46.
- BÁRBARA, I., DÍAZ, P., CREMADES, J., PEÑA, V., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M.C., BEREĆIBAR, E. & SANTOS, R. (2006). Catálogo gallego de especies amenazadas y lista roja de las algas bentónicas marinas de Galicia. *Boletín de la Sociedad Española de Ficología (Algas)*, **35**: 9-19.

- BARBERÁ, C., BORDEHORE, C., BORG, J.A., GLÉMAREC, M., GRALL, J., HALL-SPENCER, J.M., DE LA HUZ, C.H., LANFRANCO, E., LASTRA, M., MOORE, P.G., MORA, J., PITA, M.E., RAMOS-ÉSPLÁ, A.A., RIZZO, M., SÁNCHEZ-MATA, A., SEVA, A., SCHEMBRI, P.J. & VALLE, C. (2003). Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**: 65-76.
- BIOMAERL, TEAM. (1999). *Final report. BIOMAERL project*. University Marine Biological Station, Isle of Cumbrae.
- BIRKETT, D.A., MAGGS, C.A., & DRING, M.J. (1998). *Maërl Biotopes (V). An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs*. Scottish Association for Marine Science, UK Marine SACs Project.
- BLAKE, C., & MAGGS, C.A. (2003). Comparative growth rates and internal banding periodicity of maërl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia*, **42**: 606-612.
- BOSENCE, D.W. (1983). Coralline algal reef frameworks. *Journal of the Geological Society of London*, **140**: 365-376.
- CABIOCH, J. (1969). Les fonds de maërl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers de Biologie Marine*, **10**: 139-161.
- CONNOR, D.W., BRAZIER, D.P., HILL, T.O. & NORTON, K.O. (1997). *Marine Nature Conservation Review: marine biotope classification for Britain and Ireland. Volume 1. Littoral Biotopes*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- DE GRAVE, S., & WHITAKER, A. (1999). A census of maërl beds in Irish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **9**: 303-311.
- DONZE, M. (1968). The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW. Spain). *Blumea*, **16**: 159-192.
- GRALL, J., & HALL-SPENCER, J.M. (2003). Problems facing maërl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**: 55-64.
- HALL-SPENCER, J. & MOORE, P.G. (1999). Impact of scallop dredging on maërl grounds. In: Kaiser & Groot (Eds.), *The effects of fishing on non-target species and habitats. Biological, conservation and socioeconomic issues*. Agriculture and Agroindustrial Research Programme, The European Commission Fisheries, Blackwell Science.
- IRVINE, L. M. & CHAMBERLAIN, Y. M. (1994). *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta, Part 2B Corallinales, Hildenbrandiales*. The Natural History Museum, London.
- KOLDIJK, W.S. (1968). Bottom sediments of the Ría de Arosa (Galicia, NW Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, **37**: 77-134.
- MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE (2005). *Plan rector de uso y gestión del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- MIRANDA, F. (1934). Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología*, **34**: 165-180.
- MORA, J. (1980). *Poblaciones bentónicas de la ría de Arosa*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- OTERO-SCHMITT, J. & PÉREZ-CIRERA, J.L. (2002). Infralittoral benthic biocoenoses from northern Ría de Muros, Atlantic coast of northwest Spain. *Botanica Marina*, **45**: 93-122.
- PEÑA, V. & BÁRBARA, I. (2006). *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta), a new alien species for the European Atlantic coasts. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **63**: 13-26.
- PEÑA, V., BÁRBARA, I. & DÍAZ-TAPIA, P. (2006). Disturbance effects on the Galician subtidal maërl beds (NW Spain) by mussel aquaculture. *Proceedings of 1st European Congress of Conservation Biology*, 147.
- POTIN, P., FLOCH, J.Y., AUGRIS, C. & CABIOCH, J. (1990). Annual growth rate of calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia*, **204/205**: 263-267.

Peña, V. & Bárbara, I.: Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas 25

- SEOANE CAMBA, J. & CAMPO SANCHO, J. (1968). Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca*, **7**: 333-344.
- VEIGA, A.J., CREMADES, J. & BÁRBARA, I. (1998). Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 6283-6307. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **56**: 121-123.
- WILSON, S., BLAKE, C., BERGES, J.A. & MAGGS, C.A. (2004). Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation*, **120**: 279-289.
- XUNTA DE GALICIA (1993). *Prospección, análisis y cartografía de macroalgas y erizo de mar en el litoral de Galicia. Louro-A Guarda. Planos e Documento de síntesis*. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura. Dirección Xeral de Marisqueo e Acuicultura, Xunta de Galicia.

2.- Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. 2006b. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 13-26.

Resumen:

Se presenta una revisión del género *Dasya* en el noroeste de la Península Ibérica, que confirma la presencia de tres especies (*Dasya hutchinsiae*, *D. ocellata* y *D. sessilis*) y excluye la de otras tres (*Dasya corymbifera*, *D. punicea* y *D. rigidula*) de la flora bentónica marina gallega. La especie alóctona *Dasya sessilis* Yamada es nueva para el Atlántico europeo. El estudio de material de herbario revela que *D. sessilis* ha sido confundida con otras especies de Dasyaceae y que ha sido recolectada en la costa gallega desde hace más de 16 años. Se presentan las características morfológicas y anatómicas de *D. sessilis* así como su rango de distribución y la cronología de introducción en la costa gallega. Asimismo se lleva a cabo la comparación del material gallego de *D. sessilis* con especímenes mediterráneos y asiáticos. *Dasya sessilis* aparece sobre una gran variedad de sustratos, desde el intermareal inferior a infralitoral, en costas semiexpuestas a protegidas. Es además abundante en zonas portuarias y de cultivos marinos, donde aparece junto con otras especies introducidas tales como *Heterosiphonia japonica* y *Undaria pinnatifida*. Con el objetivo de facilitar futuras identificaciones, se realiza un estudio comparado entre *D. sessilis* y otras especies similares de Dasyaceae presentes en el Atlántico Ibérico y en Europa. *Dasya sessilis* es la especie de *Dasya* más grande, con ejes principales anchos (1-2 mm vs 200-500 µm en *D. ocellata* y 500-600 µm en *D. hutchinsiae*); pseudolaterales que se ramifican pseudodicotómicamente cada 3-5 veces frente a 5-8 veces en *D. hutchinsiae* y 4-5 veces en *D. ocellata* y con ápices más anchos que en *D. ocellata*, pero más estrechos que en *D. hutchinsiae*; estiquidios de los tetrasporocistes con 6-7 células periaxiales (y 6-7 tetrasporocistes) por segmento fértil frente a 4-5 en el resto de especies de *Dasya* europeas y son más largos y los cistocarpos más anchos que los de *D. hutchinsiae*. Otra Dasyaceae alóctona, *Heterosiphonia japonica*, también alcanza un gran tamaño, pero difiere de *Dasya sessilis* en la ramificación de ejes principales (alterna o dística en *H. japonica*, helicoidal en *D. sessilis*), el número de células periaxiales de los ejes vegetativos (4 en *H. japonica*, 5 en *D. sessilis*) y el color (rosado rojo frente a rojo oscuro). Otros caracteres de identificación de ambas especies son el ancho de los ápices de ejes principales (70-90 µm en *H. japonica*, 100-130 µm en *D. sessilis*) y el diámetro de los pseudolaterales en su parte basal (más anchos en *H. japonica*).

Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts

by

Viviana Peña & Ignacio Bárbara

Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña, 15071 A Coruña, España.
vpena@udc.es, barbara@udc.es

Abstract

A revision of the genus *Dasya* in northwestern Iberian Peninsula is presented. Three species (*Dasya hutchinsiae*, *D. ocellata* and *D. sessilis*) are confirmed whilst other three (*Dasya corymbifera*, *D. punicea* and *D. rigidula*) are excluded from the Galician seaweeds flora. The alien species *Dasya sessilis* Yamada is a new record for the European Atlantic coasts. The study of the herbarium material reveals that *D. sessilis* was misidentified with other *Dasyaceae* species and that it has been collected on the Galician coasts for more than 16 years. Morphological and anatomical features of *D. sessilis* as well as its distribution and chronological data on the Galician coasts are provided. A comparison of the Iberian specimens with the Mediterranean and Asian plants is also included. *Dasya sessilis* was found growing on a wide range of substrata, from the lower intertidal to subtidal at moderate wave-exposed and sheltered areas. It is abundant in harbours and aquaculture areas together with other alien species such as *Heterosiphonia japonica* and *Undaria pinnatifida*. The comparative study between *D. sessilis* and similar European and Iberian *Dasyaceae* species is undertaken to prevent further misidentifications. *Dasya sessilis* is the largest *Dasya* species, with broader main axes (1-2 mm wide vs 200-500 µm in *D. ocellata* and 500-600 µm in *D. hutchinsiae*); pseudolaterals of *D. sessilis* are 3-5 times pseudodichotomously branched compared to 5-8 times in *D. hutchinsiae* and 4-5 times in *D. ocellata*; pseudolateral tips are broader in *D. sessilis* than in *D. ocellata*, but smaller than pseudolateral apices of *D. hutchinsiae*; tetrasporangial stichidium of *Dasya sessilis* has 6-7 periaxial cells (and 6-7 tetrasporangia) per fertile whorl vs. 4-5 in the rest of the native species; and tetrasporangial stichidia of *D. sessilis* are longer and cystocarps broader than those in *D. hutchinsiae*. The alien *Dasyaceae* species *Heterosiphonia japonica*, similar in size to *Dasya sessilis*, differs from it in main axes branching (alternate or distichous in *H. japonica* vs. spiral in *D. sessilis*), the number of periaxial cells in the vegetative axes (4 in *H. japonica* vs. 5 in *D. sessilis*), and color (pinkish red vs. deep red). Other distinctive characters are the tips of main axes (70-90 µm wide in *H. japonica* vs. 100-130 µm in

Resumen

Se presenta una revisión del género *Dasya* en el noroeste de la Península Ibérica que confirma la presencia de tres especies (*Dasya hutchinsiae*, *D. ocellata* y *D. sessilis*) y excluye la de otras tres (*Dasya corymbifera*, *D. punicea* y *D. rigidula*) de la flora bentónica marina gallega. La especie alóctona *Dasya sessilis* Yamada es nueva para el Atlántico europeo. El estudio de material de herbario revela que *D. sessilis* ha sido confundida con otras especies de *Dasyaceae* y que ha sido recolectada en la costa gallega desde hace más de 16 años. Se presentan las características morfológicas y anatómicas de *D. sessilis* así como su rango de distribución y la cronología de introducción en la costa gallega. Asimismo se lleva a cabo la comparación del material gallego de *D. sessilis* con especímenes mediterráneos y asiáticos. *Dasya sessilis* aparece sobre una gran variedad de sustratos, desde el intermareal inferior a infralitoral, en costas semiexpuestas a protegidas. Es además abundante en zonas portuarias y de cultivos marinos, donde aparece junto con otras especies introducidas tales como *Heterosiphonia japonica* y *Undaria pinnatifida*. Con el objetivo de facilitar futuras identificaciones se realiza un estudio comparado de *D. sessilis* y otras especies similares de *Dasyaceae* presentes en el Atlántico Ibérico y Europa. *Dasya sessilis* es la especie de *Dasya* más grande, con ejes principales anchos (1-2 mm frente a 200-500 µm en *D. ocellata* y 500-600 µm en *D. hutchinsiae*); pseudolaterales que se ramifican pseudodicotómicamente cada 3-5 veces frente a 5-8 veces en *D. hutchinsiae* y 4-5 veces en *D. ocellata*, y con ápices más anchos que en *D. ocellata* pero más estrechos que en *D. hutchinsiae*; estiquidios de los tetrasporocistes con 6-7 células periaxiales (y 6-7 tetrasporocistes) por segmento fértil frente a 4-5 en el resto de especies de *Dasya* europeas y son más largos y los cystocarpos más anchos que los de *D. hutchinsiae*. Otra *Dasyaceae* alóctona, *Heterosiphonia japonica*, también alcanza un gran tamaño, pero difiere de *Dasya sessilis* en la ramificación de ejes principales (alterna o distica en *H. japonica*, helicoidal en *D. sessilis*), el número de células periaxiales de los ejes vegetativos (4 en *H. japonica*, 5 en *D. sessilis*) y el color (rosado rojo frente a rojo oscuro). Otros caracteres de identificación de ambas especies son el ancho de los

D. sessilis), and the diameter of pseudolaterals at the base (broader in *H. japonica*).

Keywords: Alien species, Ceramiales, *Dasya hutchinsiae*, *Dasya ocellata*, *Dasya sessilis*, Dasyaceae, Galicia, *Heterosiphonia japonica*, Iberian Peninsula, Rhodophyta.

ápices de ejes principales (70-90 µm en *H. japonica*, 100-130 µm en *D. sessilis*) y el diámetro de los pseudolaterales en su parte basal (más anchos en *H. japonica*).

Palabras clave: Ceramiales, *Dasya hutchinsiae*, *Dasya ocellata*, *Dasya sessilis*, Dasyaceae, especies alóctonas, Galicia, *Heterosiphonia japonica*, Península Ibérica, Rhodophyta.

Introduction

Dasya sessilis Yamada (Dasyaceae, Ceramiales) is an introduced Asian species which has been previously reported from the European coast only in the Mediterranean Sea (Verlaque, 2002). It is present in the sheltered and shallow waters of the Thau Lagoon (France), where it was usually misidentified with other native European species of *Dasya*, like *D. hutchinsiae* Harvey. Similar confusions were already pointed out by Yamada (1928), who indicated misidentifications between *D. sessilis* and *D. punicea* (Zanardini) Meneghini ex Zanardini on the Japanese coasts. Here we report the discovery of this taxon for the Iberian Peninsula. Although its distribution is likely to be broader in the NE Atlantic, where it could be more common than expected in mariculture and harbour areas, so far it has been only detected in Galicia. As occurs with French materials, the Galician populations of *D. sessilis* were also confounded with other *Dasya* species, and a study of the herbarium material reveals a high number of wrong identifications of Dasyaceae species for more than 16 years. In this study we present a morphological and anatomical description of *Dasya sessilis*, its known distribution and chronological sequence of appearance in the Iberian Peninsula. Moreover, we present the comparative study between *D. sessilis* and similar Iberian Dasyaceae species to prevent further misidentifications. According to Bárbara & al. (2005), five *Dasya* species are reported for the benthic marine flora of Galicia: *D. corymbifera* J. Agardh, *D. hutchinsiae* Harvey in Hooker, *D. ocellata* (Grateloup) Harvey, *D. punicea* and *D. rigidula* (Kützinger) Ardisson. Another alien Dasyaceae species common along the Atlantic Iberian Peninsula coasts is *Heterosiphonia japonica* Yendo which was formerly reported as *Dasyosiphonia* sp. (Bárbara & al., 2003). Both alien species are similar in morphology and frequently occur together in the same habitats, like aquaculture and harbour areas.

Material and methods

For the morphological and anatomical study we used material of *Dasya* species and *Heterosiphonia*

japonica preserved in formaline seawater 4% and herbarium material (see Appendix) deposited in L, SANT, and the private herbaria of Bescansa (A Coruña) and Miranda (Santiago de Compostela).

Results and discussion

A. Dasyaceae in northwestern Iberian Peninsula

A.1. Description and reproduction of *Dasya sessilis* (Figs. 1-3)

Thalli 1-several erect axes, (3)5-25(28) cm high in tetrasporophytic plants and (5)6-13(18) cm high in gametophytic plants, terete, attached by a discoid rhizoidal holdfast; deep red color. Main axes composed of 5 periaxial cells, spirally branched to 4 orders, densely corticated throughout from apical parts, tapering gradually from 1.5-2 mm to 100-130 µm. Characteristic pseudolaterals 1.5-2 mm long, with (3)4 pseudodichotomies at narrow angle every (1)2-3(6) cells, a basal cell unbranched, (65)70-75(80) µm long, (40)45-65(75) µm wide, apical cells acute, 15-55 µm long, 15-20 µm wide. Aborted pseudolaterals usually three-celled, frequently with rounded apical cells at basal part of axes.

Cystocarps sessile, lateral or occasionally subapical on lateral branches, spirally arranged, urceolate, (650)700-810(850) µm long, (480)520-600(650) µm wide, with a prominent and flared neck to 250-350 µm in diameter. Pericarp 3-layered, carpostome (70)80-150(170) µm in diameter, carposporangia (30)38-63(70) µm long, (13)15-18(20) µm wide.

Spermatangial branches (200)300-520(650) µm long, (60)80-100(150) µm wide, lanceolate, sessile or borne on a 1-2-celled monosiphonous stalk; fertile segments (6)7-10(14), spermatangia ellipsoidal, 2-3 µm in diameter, tips monosiphonous, (6)9-11(12) cells long.

Tetrasporangial stichidia (350)400-900(950) µm long, (100)110-130(150) µm wide, with 6-7 periaxial cells, elongate, ovoid to cylindrical and pointing to monosiphonous tips, sessile or borne on 1-2-celled stalks on monosiphonous branches bases, rarely terminal in middle and upper parts of the plant. Cylindrical

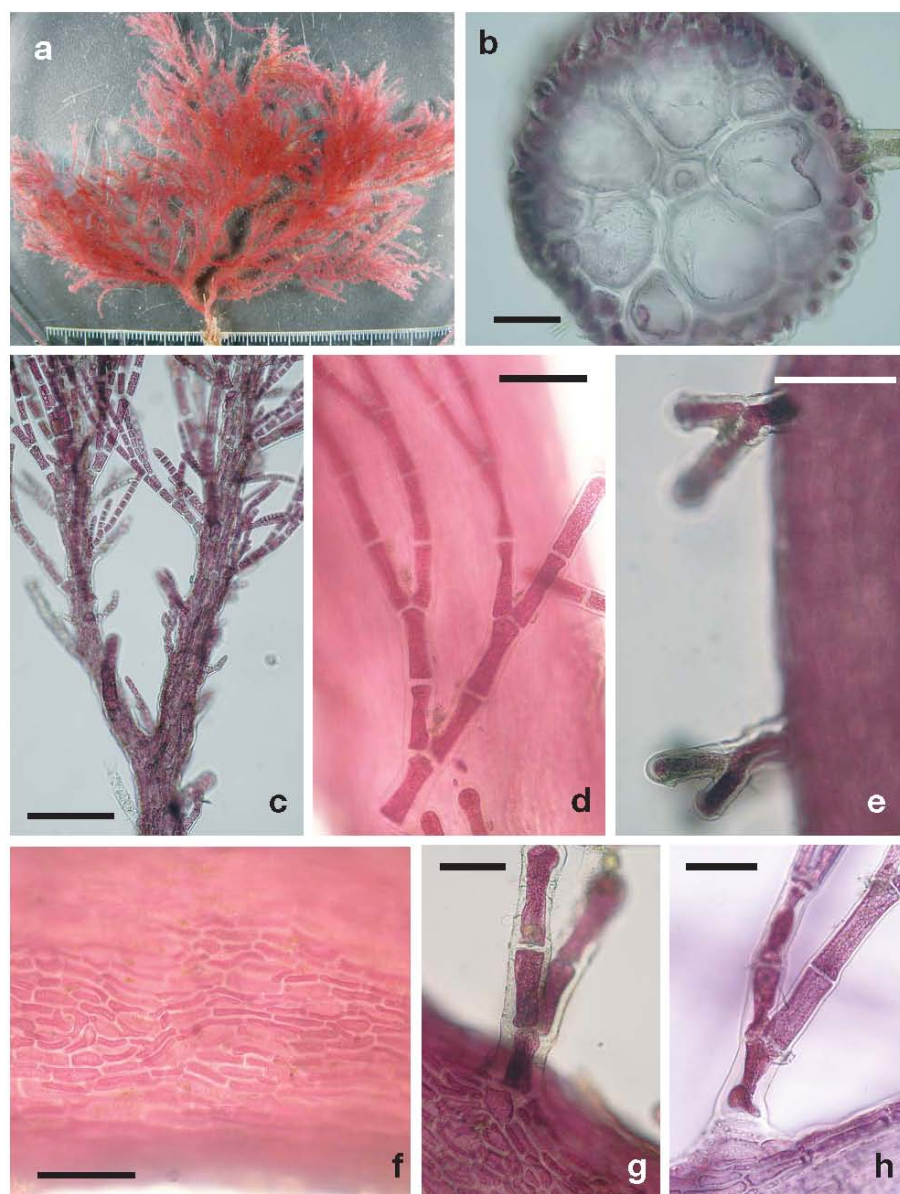


Fig. 1. *Dasya sessilis*: **a**, habit; **b**, transverse section of the axis showing 5 periaxial cells; **c**, apical part of the axis bearing pseudolaterals; **d**, pseudolateral pseudodichotomously branched at narrow angle; **e**, aborted pseudolaterals; **f**, detail of axis cortication; **g, h**, basal part of pseudolaterals. Scales: 100 μ m.

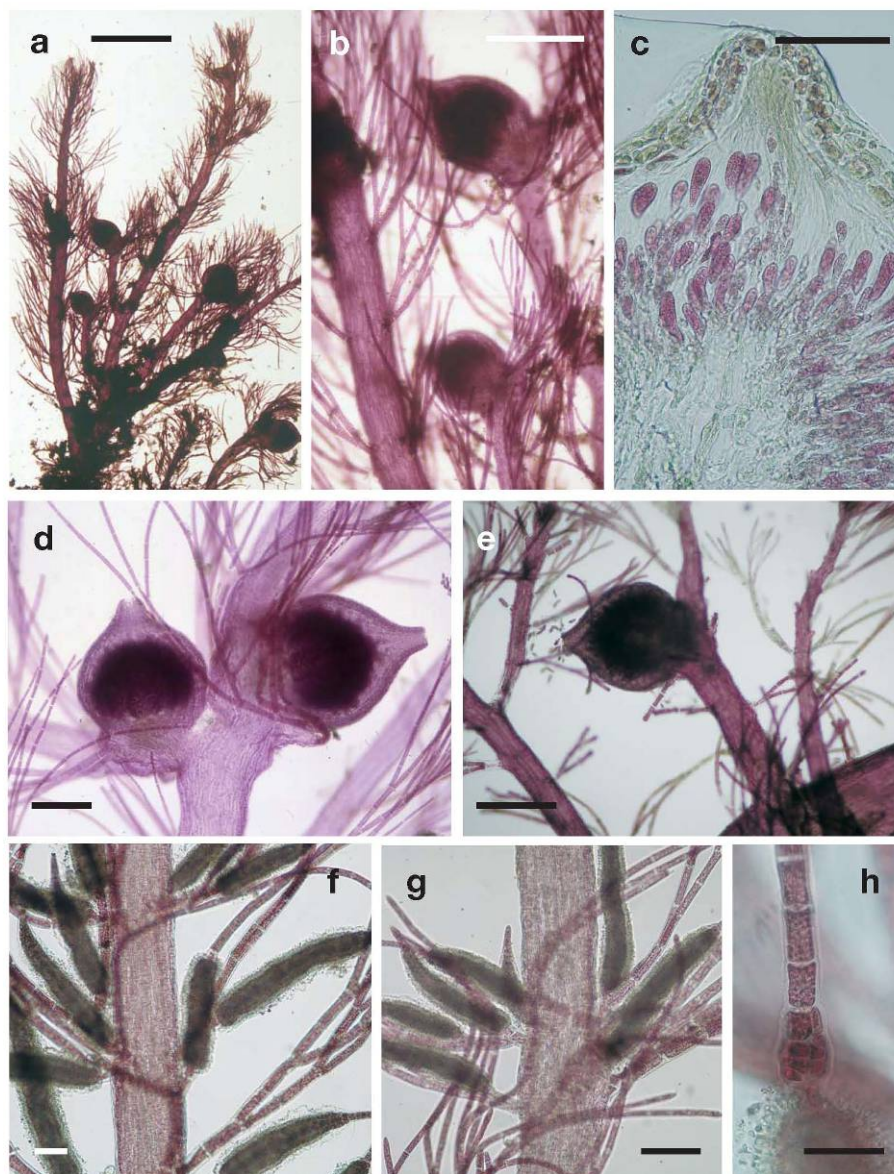


Fig. 2. *Dasya sessilis*: **a**, habit of female plant; **b**, lateral arrangement of sessile cystocarps; **c**, longitudinal section of cystocarp with elongate carposporangia and pericarp composed of 3 layers of cells; **d**, **e**, urceolate cystocarps with flared neck, **e**, carposporangia release (arrow); **f**, **g**, arrangement of spermatangial branches; **h**, monosiphonous tip of spermatangial branches. Scales: a = 2,5 mm; b, d, g = 500 µm; c, e, f, h = 100 µm.

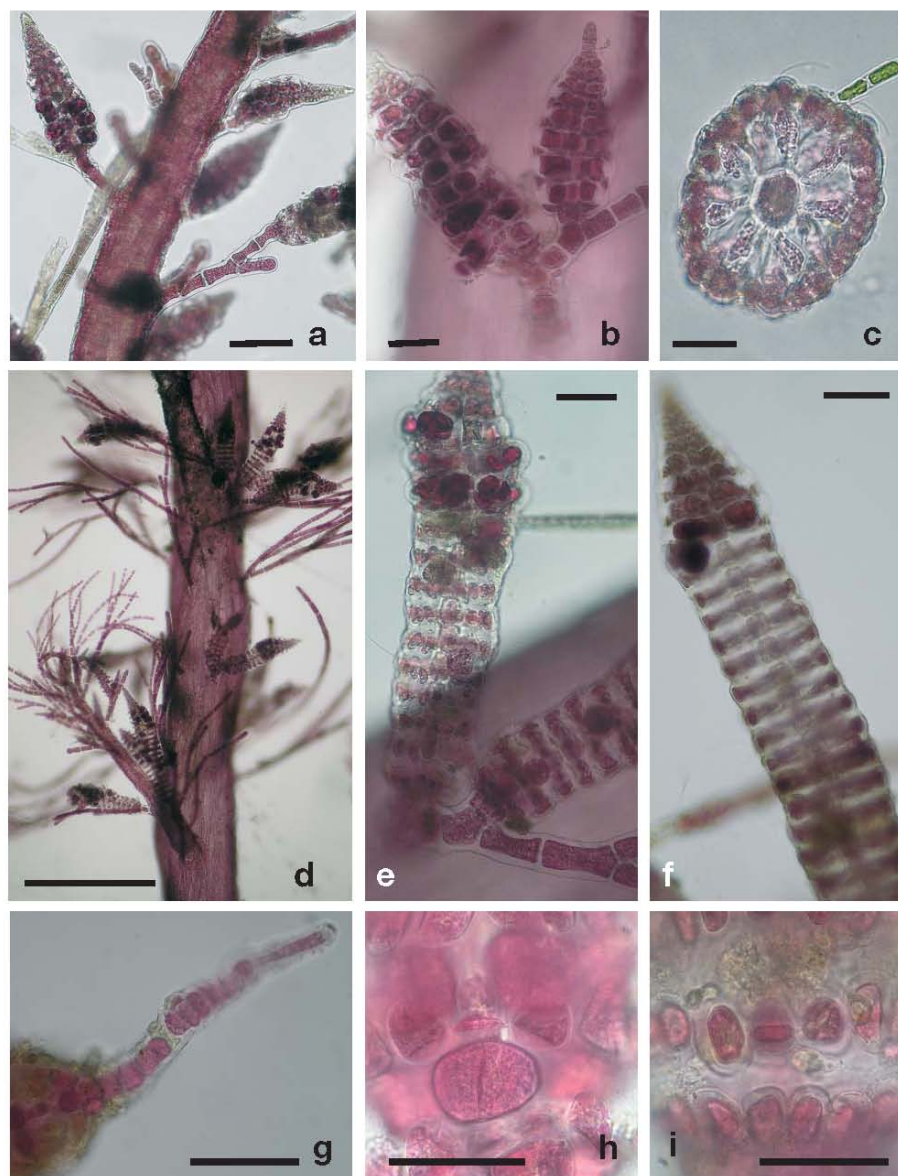


Fig. 3. *Dasya sessilis*: **a, b**, stalked tetrasporangial stichidia; **c**, transverse section of a tetrasporangial stichidium showing 7 periaxial cells; **d**, arrangement of tetrasporangial stichidia; **e**, stichidia born at pseudolateral base; **f**, elongate tetrasporangial stichidium with 20 segments; **g**, vegetative growth at the tip of tetrasporangial stichidium; **h, i**, detail of tetrasporangia stichidia showing tetrasporangia and 2-3 cover cells per periaxial cell. Scales: a-c, e-g = 100 μ m; d = 1000 μ m; h, i = 50 μ m.

dricial and elongate stichidia with (13)14-25(27) fertile segments, ovoid stichidia with only 10-12 fertile segments, each fertile segment generating 6-7 tetrasporangia 35-45 µm in diameter. Tetrasporangia slightly covered with 2-3 cuboid cells (12)15-17(20) µm long, (9)10(11) µm wide; vegetative growth on tetrasporangial stichidia tips occasional.

Compared to previous descriptions of *Dasya sessilis* (Yamada, 1928; Verlaque, 2002), the Iberian material matches with the Asian and the Mediterranean ones despite some quantitative differences concerning reproductive structures such as the diameter of the cystocarps and the length of spermatangial branches and tetrasporangial stichidia (Table 1). As in the Mediterranean plants, the Atlantic tetrasporophytic plants were found almost all year round. However, sexual plants were found from March to October whereas the Mediterranean plants developed spermatangial branches and cystocarps from July to November. We also observed that the Atlantic plants reached their largest size in February and November.

A.2. Ecology and distribution of *Dasya sessilis*.

According to Verlaque (2002), *Dasya sessilis* is restricted in the Mediterranean Sea to rocky and hard substrata, between the water surface and 6-8 meters depth, on shallow and sheltered waters of the Thau Lagoon. Contrary to the Mediterranean plants, the Galician ones occur both sheltered and moderate wave-exposed areas, from lower intertidal to subtidal (to 16 meters depth) growing on a wide range of substrata (bedrock, mud and sand gravel, epizoic on *Mytilus* and *Balanus* as well as epiphytic on maërl beds). It is partic-

ularly abundant in harbours and aquaculture areas like the extensive mussel cultures which are widely distributed along the middle and central parts of the Rías (Figs. 4a, b, 5), where it usually coexists with other alien species such as *Heterosiphonia japonica* and *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar.

In the Mediterranean Sea, *Dasya sessilis* was already reported from the Thau Lagoon in 1984, although as *D. hutchinsiae* and *Dasya* sp. According to Verlaque (2002) it was probably introduced in the 1970's along with massive importations of Japanese oyster [*Crassostrea gigas* (Thunberg)]. In Galicia, the vector by aquaculture is relevant since mussel cultures are widely spread along the Rías. As in the Mediterranean region, confusions between *Dasya sessilis* and *D. hutchinsiae*, *D. ocellata*, and *D. punicea* have occurred in Galicia during the last 16 years. During the revision of herbarium material we noted that the first collection of *D. sessilis* in the Iberian Peninsula was done in the Ría de Pontevedra (1989, as *D. hutchinsiae*, Fig. 4c). Since then the species has been regularly collected in Galicia: Ría de Ferrol (1990, as *D. ocellata*, Fig. 4d), Ría de Vigo and Ría de Arousa (1992, as *D. ocellata*, Figs. 4e, f), Ría de Betanzos (1996, as *D. punicea*), Ría de A Coruña (1997, as *D. punicea*, Fig. 4g), Corcubión (1998, as *D. hutchinsiae*), and San Ciprián (2005, as *D. sessilis*, Figs. 4h, 5), to cover at present the entire Galician coasts (Fig. 5).

A.3. Comparison of *Dasya sessilis* with similar European and Atlantic Iberian *Dasyaceae* species

Verlaque (2002) distinguishes *Dasya sessilis* from most other European *Dasya* species by the number of

Table 1. Comparison between Atlantic Iberian, Mediterranean and Asian specimens of *Dasya sessilis* based on: **1** = present study; **2** = Verlaque (2002); **3** = Yamada (1928).

	Galician plants (1)	Mediterranean plants (2)	Asian plants (3)
Length of pseudolateral (mm)	1.5-2	2-3	2-3
Pseudolateral branching	3-4 at intervals of (1)2-3(6) cells	4-5 at intervals (1)2 (3) cells	—
Diameter of pseudolateral basal cell (µm)	(40)45-65(75)	35-65	30
Diameter of cystocarp and neck (µm)	(480)520-600(650), 250-350	1005-1270, 262-463	—
Pericarp	3 layers of cells	3-5 layers of cells	—
Carposporangium (µm)	(30)38-63(70) × (13)15-18(20)	65-80 × 20-25	—
Length of spermatangial branch (µm)	(200)300-520(650)	Up to 900	—
Monosiphonous tip of spermatangial branch	(6)9-11(12) cells	Up to 15 cells	—
Tetrasporangial stichidium (µm)	Sessile and pedicellated, (350)400-900(950) × (100)110-130(150). Up to 27 fertile segments	Sessile and pedicellated, (297)1125-1575(1690) × 108-144. Up to 45 fertile segments.	sessile
Tetrasporangium (µm)	35-45	20-32	—



Fig. 4. Variability of *Dasya sessilis*: a, b, subtidal population growing on quays at Moaña harbour (Ría de Vigo); c, Ría de Pontevedra (1989, SANT-Algae 3021, as *D. hutchinsiae*); d, Ría de Ferrol (1990, SANT-Algae 469, as *D. ocellata*); e, Ría de Vigo (1994, SANT-Algae 8277, as *D. ocellata*); f, Ría de Arousa (1992, SANT-Algae 3856, as *D. ocellata*); g, Ría de A Coruña (1997, SANT-Algae 8431, as *D. punicea*); h, San Ciprián (2005, SANT-Algae 16052, as *D. sessilis*).



Fig. 5. Distribution of *D. sessilis* in northwestern Iberian Peninsula. For each locality the year of first collection is indicated.

periaxial cells and tetrasporangia per whorl in tetrasporangial stichidia (6-7 cells per fertile segment vs. 4-5 in the European species), with the exception of *Dasya baillouviana* (J.F. Gmel.) Mont., not present in the northwestern Iberian Peninsula coasts, which differs from *D. sessilis* in having stalked cystocarps and pseudolaterals spirally branched without a distinctive basal cell (Dixon & Irvine, 1970; Schlech & Abbott, 1989; De Jong, 1997; Ballantine & Aponte, 2004).

The re-examination of Atlantic collections showed that hitherto *D. sessilis* has been misidentified with other *Dasya* species, and also that only three species of the genus grow in northwestern Iberian Peninsula: *Dasya butchinsiae*, *D. ocellata*, and *D. sessilis*. The taxonomic features to distinguish between these species, as well as their habitat in Galicia are given in the Table 2. *Dasya sessilis* is the largest *Dasya* species, with main axes 1-2 mm wide vs. 200-500 µm in *D. ocellata* (Fig. 6c) and 500-600 µm in *D. butchinsiae* (Figs. 6e, f); pseudolaterals 3-5 times pseudodichotomously branched (5-8 times in *D. butchinsiae* and 4-5 times in *D. ocellata*, cf. Figs. 6a, b), with tips broader than in *D. ocellata*, but narrower than in *D. butchinsiae*; and tetrasporangial stichidia longer and cystocarps broader than those of *D. butchinsiae*.

The ecology of all the Atlantic *Dasya* species is similar; all of them are epilithic, epizoic and epiphytic from lower intertidal to subtidal, although *Dasya ses-*

silis is more abundant at subtidal level (to 16 m depth). In similar habitats grow the introduced species *Heterosiphonia japonica* (to 18 m depth), and both alien species frequently occur together in aquaculture and harbours areas. *Heterosiphonia japonica* is also a large plant, reaching 30 cm in height (Figs. 6m, n), and therefore misidentifications are likely to occur in such areas. The main characters to separate both species are the main axes branching (spiral in *D. sessilis* but alternate or distichous in *H. japonica*), and the number of periaxial cells in vegetative axes, 5 in *D. sessilis* but 4 in *H. japonica* (Tab. 2). Other characters include the width of the main axes near the apex (100-130 µm in *D. sessilis*, 70-90 µm in *H. japonica*); color (deep red in *D. sessilis*, pinkish red *H. japonica*); shape of pseudolaterals, usually narrower at the base and broader at tips in *D. sessilis*. Further features exclusive of *H. japonica* are the presence of adventitious polysiphonous branches as well as axes less corticated than in *D. sessilis* (Figs. 6k, l).

B. Excluded species of *Dasya* from the Galician seaweeds flora

Dasya punicea was reported as a new record for Galicia from Ria de Arousa and Ria de Vigo by Veiga & al. (1998) and, subsequently, from Ria de A Coruña by Peña & Bárbara (2002). Afterwards Bárbara & al. (2004, fig. 4) described the spermatangial stichidia of *D. punicea* for the first time. However, the revision of these specimens and the rest of the Galician material of *D. punicea* revealed that they correspond to *D. sessilis*, and therefore *D. punicea* is excluded from the Galician seaweeds flora.

Dasya rigidula was reported from Ria de Arousa by Donze (1968) and from Ria de Muros-Noia by Otero-Schmitt (1993). Although Donze's material could not be found at the Nationaal Herbarium Nederland (L) (Prud'homme van Reine, pers. comm.), Otero-Schmitt's material (SANT-Algae 5167 as *D. rigidula*; figs. 6g, h) has vegetative axes 400-550 µm in diameter, corticated except in the apex, pseudolaterals tips to 30 µm in diameter, tetrasporangial stichidia 100-125 µm wide and tetrasporangia up to 60 µm in diameter. These measures do not match with published descriptions of *D. rigidula* (Taylor, 1979; Fredericq & Norris, 1986; Schneider & Searles, 1991; Afonso-Carriño & Sansón, 1999; Ballantine & Aponte, 2004), which has pseudolaterals tips to 15 µm wide, tetrasporangial stichidia 30-60 µm in diameter, and tetrasporangia to 20 µm in diameter. On the contrary, the Galician materials match *D. butchinsiae* descriptions. Moreover, the material of *Dasya rigidula* collected by

Table 2. Differentiation between northwestern Iberian Peninsula *Dasya* species and *Heterosiphonia japonica* based on herbarium material and the following references: **1** = Yamada (1928); **2** = Fredericq & Norris (1986); **3** = Schneider & Seelies (1991); **4** = Maggs & Hommersand (1993); **5** = Stegenka (1997); **6** = Maggs (1998); **7** = Alonso-Carrillo & Sansón (1999); **8** = Lein (1999); **9** = Choi (2001); **10** = Vellaque (2002); **11** = Bárbara & al. (2003); **12** = Bjaerke & Ruess (2004); **13** = Ballantine & Aponte (2004); **14** = Bárbara & al. (2004); **15** = Present study.

	<i>Dasya hutchinsiae</i> (2, 4, 7, 13, 15) Fig. 6 d-j	<i>Dasya oxellata</i> (2, 3, 4, 6, 13, 15) Fig. 6 a-c	<i>Dasya sessilis</i> (1, 10, 14, 15) Figs. 1-4	<i>Heterosiphonia japonica</i> (5, 8, 9, 11, 12, 15) Fig. 6 k-n
Height	2-10(15) cm	(2)5-7 cm	(3)5-25(28) cm	Up to 30 cm
Main axis branching	4-5-order. Irregularly alternate to subdichotomous	0-3 order, lateral	Up to 4-order, spiral	3-5-order, alternate or distichous
Main axis diameter (base to apex)	500-600 µm to 200 µm	(190)200-500(600) µm to 50-70 µm	1000-2000 µm to 100-130 µm	450-1730 µm to 70-90 µm
Cortication	Throughout except at tips, thicker basally	Throughout except at tips, dense	Throughout, starting at apical parts, dense	Throughout, starting at apical parts
Color	Red to reddish-brown, brown or purple	Brownish to purplish-red	Deep red	Pinkish-red
Pseudolateral branching	(4)5-8(9) order, Y-shaped to U-shaped, pseudodichotomously branched to divaricate from an immersed basal cell	4-5(7)-order, less than 45° angle. Dichotomously to pseudodichotomously branched from unbranched suprabasal cell, every 1-2(3) undivided segments	3-5-order, at narrow angle, dichotomously to pseudodichotomously branched every (1)2-3(6) undivided segments from an unbranched suprabasal cell	1-2(3)-order, Y-shaped, pseudodichotomously branched in one plane from an unbranched suprabasal cell
Pseudolateral diameter (base to apex)	75 µm to 30 µm	40-56 µm to 10-16 µm	(30)35-65(75) µm to (13)15-20 µm	(60)70-85(100) µm to 10-15 µm
Tetrasporangial stichidium	Conical, lanceolate, ending in a 1-several sterile cells, stalked, 375-550 µm × 110 µm, 12-17(20) fertile segments, 5 periaxial cells and 5 tetrasporangia 35-50 µm, cover cells 2-5, covering less than 1/3 of the tetrasporangium	Elongate tip acute, 1-4-celled stalk, 480-1350 µm × 95-120 µm, 15-35(45) fertile segments, 5 periaxial cells and 5 tetrasporangia (20)35-52 µm, cover cells 3, covering 1/3 of the tetrasporangium	Elongate, ovoid, to cylindrical with acute tip, sessile or with a 2-cell stalk, (29)7350-1575(1690) µm × (100)108-144(150) µm, (10)14-25(45) fertile segments, 6-7 periaxial cells and 6 tetrasporangia (20)32-35(45) µm, cover cells 2-3, scarcely covering the tetrasporangium	Lanceolate, ending in 2-3 sterile apical cells, sessile or with a 1-4-cell stalk, (300)650-850(1025) µm × (100)130-300(350) µm, (11)17-23(28) fertile segments, (4)5-7 periaxial cells and (4)5-7 tetrasporangia, 35-50(62) µm, cover cells 2-3, scarcely covering the tetrasporangium
Cystocarp	Sessile, urceolate, 525-800 µm × 450-525 µm, with a beak-like carpostome 125-175 µm long	Sessile, ovate-globose to slightly urceolate, 730 µm × 600 µm, carposporangia 25-33 µm × 12-14 µm	Sessile, urceolate, (650)700-810(850) µm × (480)650-1005(1270) µm, with a prominent neck (250)262-350(463) µm wide, 3-5 layers pericarp cells, carpostome (70)80-150(170) µm wide, carposporangia (30)38-70(80) µm × (13)15-20(25) µm	Sessile, spherical to obovately oostiolate, carposporangia spherical
Spermatangial branch	Conic-cylindrical, 200-375 µm × 30-40 µm	400-500 µm × 80-100 µm	1-3-cell stalk, (164)200-650(900) µm × (60)80-100(150) µm, to 14 fertile segments	Pedicellate
Ecology in the Galician coast	Epilithic, epizoaic and epiphytic from lower intertidal to subtidal (4-5 m depth) at wave-exposed to sheltered coasts	Epilithic, epizoaic and epiphytic from lower intertidal to subtidal (4 m depth) at moderate wave-exposed to sheltered coasts	Epilithic, epizoaic and epiphytic, on maërl beds from lower intertidal to subtidal (16 m depth) at moderate wave-exposed to sheltered coast	Epilithic, epizoaic and epiphytic, on maërl beds from lower intertidal to subtidal (18 m depth) at moderate wave-exposed to sheltered coast

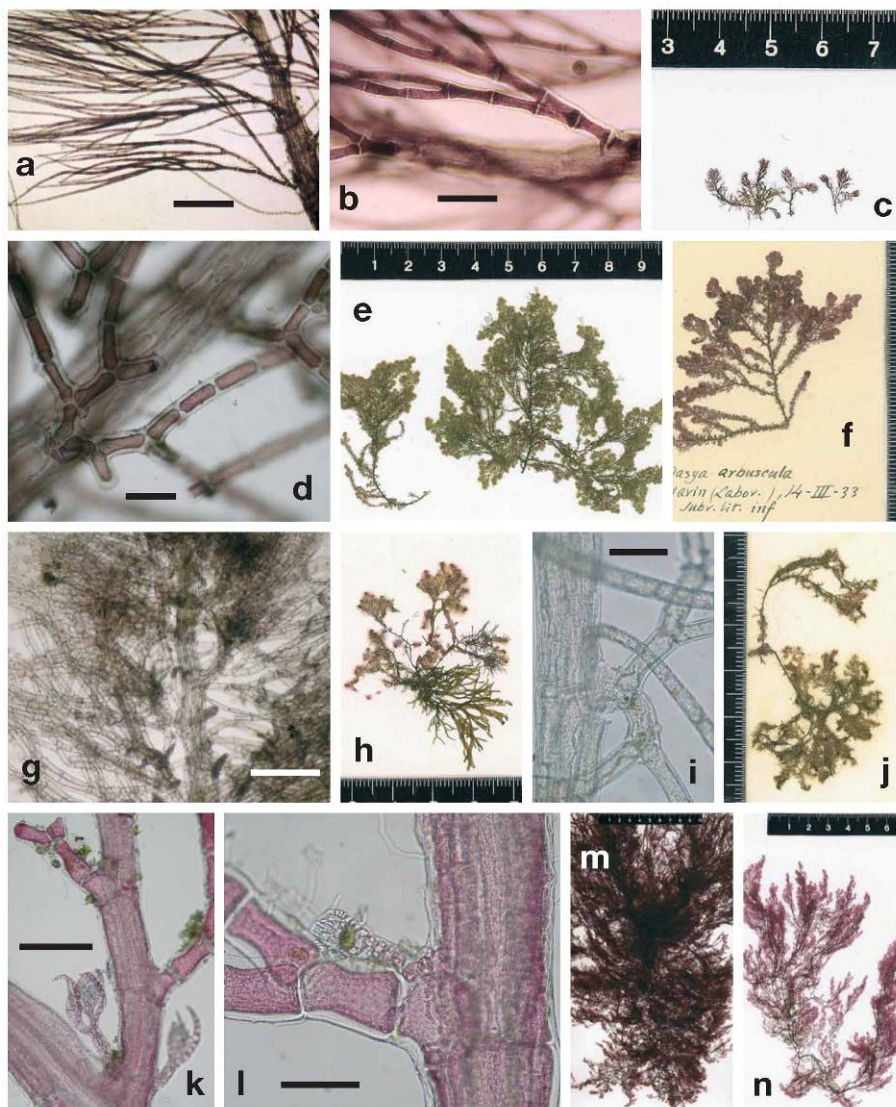


Fig. 6. a-c, *Dasya ocellata*: a, arrangement of pseudolaterals; b, pseudolaterals branched from a suprabasal cell; c, herbarium specimen (SANT-Algae 9205); d-j, *D. hutchinsiae*: d, pseudolateral branched from an immersed basal cell; e, herbarium specimen (SANT-Algae 16065); f, herbarium specimen (herb. Miranda); g, h, arrangement of pseudolaterals and the corresponding herbarium specimen (SANT-Algae 5167, as *D. rigidula*); i, j, pseudolateral branched from an immersed basal cell and the corresponding herbarium specimen (I-0194351, as *D. corymbifera*); k-n, *Heterosiphonia japonica*: k, arrangement of polysiphonous branches and pseudolaterals; l, branched pseudolateral from a suprabasal cell and adventitious polysiphonous branch; m, n, herbarium specimens (SANT-Algae 15715, 15768). Scales: a, b, d, i, l = 100 μ m; g, k = 500 μ m.

Donze could not be located, and thus we exclude this species from the Galician seaweeds flora.

Dasya corymbifera was reported from Ría de Vigo by Seoane-Camba (1957) and from Ría de Arousa by Donze (1968). Despite the fact that the herbarium material of Seoane-Camba was lost during a move from Cadiz to Barcelona, most Donze's specimens (L0194351-0194356, Fig. 6 j) were re-examined and, as in the previous case, they are *D. hutchinsiae*. All of them are vegetative specimens with axes not densely corticated, pseudolaterals with apical cells (10)15-25(30) µm wide, and branched basal cells (60)70(85) µm in diameter (Fig. 6 i), whereas *D. corymbifera* has pseudolaterals with apical cells 10 µm wide and unbranched basal cells up to 60 µm (Fredericq & Norris, 1986; Schlech & Abbott, 1989; Maggs & Hommersand, 1993; Ballantine & Aponte, 2004). As a result, we also exclude *D. corymbifera* from the Galician seaweeds flora.

Conclusions

From our study of the genus *Dasya* in northwestern Iberian Peninsula, we confirm the presence in the area of three species, *Dasya hutchinsiae*, *D. ocellata*, and *D. sessilis*, instead of the five formerly reported. The Galician material previously attributed to *D. punicea* is *D. sessilis*, whilst the herbarium material of *D. rigidula* and *D. corymbifera* are in fact *D. hutchinsiae*.

An important diagnostic feature to distinguish *D. sessilis* from native European *Dasya* species is the number of periaxial cells in each tetrasporangial stichidium (*D. sessilis* has 6-7 periaxial cells instead of 5). The alien Dasyaceae species *Heterosiphonia japonica* was also considered due to similarities with *D. sessilis* in vegetative morphology and ecology; it can be distinguished from *D. sessilis* by the alternate to distichous arrangement of its vegetative axes, which have 4 periaxial cells, its pinkish-red color, and wider pseudolaterals to the base.

Dasya sessilis collected in Galicia is a new record for the Atlantic European coasts. The Galician specimens match with descriptions of previous studies (Yamada, 1928; Verlaque, 2002), although there are some quantitative differences in reproductive structures such as the diameter of cystocarp and the length of spermatangial branch and tetrasporangial stichidium. In Galicia, *D. sessilis* grows on a wide range of substrata including maërl beds, from the lower intertidal to subtidal (-16 m depth) at moderate wave-exposed and sheltered areas. The species is specially abundant in harbours and aquaculture areas located in the middle and central parts of the Rías, together

with other alien species such as *Undaria pinnatifida* and *Heterosiphonia japonica*. In the northwest of the Iberian Peninsula *Dasya sessilis* was formerly collected from different Rías since 1989, although these records were misidentified as *Dasya hutchinsiae*, *D. ocellata* and *D. punicea*. Nowadays, *D. sessilis* is widely distributed along the Galician coast, although its distribution is surely wider along the NE Atlantic, where the species should be specially looked for in mariculture and harbour areas.

Appendix

Material of *Dasya hutchinsiae*

A Coruña: Fornos, Ortigueira ría, 29TNJ926407, 29-III-2002, SANT-Algae 16683. Between Punta Fornos and Cariño beach, Ferrol ría, 29TNJ556133, 9-VII-1986, SANT-Algae 325. Punta de San Cristóbal, Ferrol ría, 29TNJ568126, 31-I-1991, SANT-Algae 468. Santa Cristina, A Coruña ría, 29TNH509993, lower intertidal, 14-VI-1984, SANT-Algae 1485. San Amaro, A Coruña ría, 29TNJ491036, 26-II-1990, SANT-Algae 2016. North of Isla Castelo, A Coruña ría, 29TNJ530017, 20-II-1988, SANT-Algae 4829. Castillo de San Antón, A Coruña ría, 29TNJ497019, lower intertidal and sciophilic wall at intertidal, 13-V-1984, 14-VI-1984, 12-VII-1984, 26-I-1990, 20-III-1992, SANT-Algae 1265-1267, 4658, 4827. Oil quay breakwater, A Coruña harbour, 29TNJ499004, lower intertidal, on *Codium tomentosum* var. *micronatum* and *Sargassum muticum*, 16-X-2000, SANT-Algae 14060. Outer breakwater of Oza quay, A Coruña harbour, 29TNJ504002, lower intertidal, on *Corallina elongata* and *Codium fragile* subsp. *tomentosoides*, 16-X-2000, SANT-Algae 14077. San Amaro bay, A Coruña ría, 29TNJ491036, lower intertidal, on *Ormundea pinnatifida*, 27-I-1984, 13-VII-1984, 15-III-1987, SANT-Algae 4822, 4826, 4687. Torre de Hércules, A Coruña ría, 26-V-1990, SANT-Algae 4828. Lagoa bay, A Coruña ría, 29TNJ480038, middle intertidal, 22-VI-2002, SANT-Algae 15911. North of Isla Castelo, A Coruña ría, lower intertidal, 29TNJ530017, 6-V-1989, SANT-Algae 4823, as *Dasya ocellata*. Near Punta Liseiro, A Coruña ría, 29TNJ476024, lower intertidal, on *Corallina elongata* together with *Boergeseniella thuyoides*, 10-IV-2005, SANT-Algae 15533. San Pedro islands, A Coruña ría, 29TNJ448030, 29TNJ452035, 22-VII-2005, 2-I-2006, SANT-Algae 16493, 16912. Isla Redonda (East), A Coruña, 29TNJ442023, lower and middle intertidal, 14-XI-2004, 11-IV-2005, SANT-Algae 16211, 16165. Barrañán beach, Arteixo, 29TNH358957, intertidal on sandy rock, 29-VIII-2003, SANT-Algae 15348. As Garzas, Malpica, 29TNH103963, lower intertidal, 27-IV-1998, SANT-Algae 10154. Barizo beach, Malpica, 29TNH102958, lower intertidal, 23-VI-2001, 23-VII-2005, SANT-Algae 16065, 16901. Sisarga Grande (Brance), Sisargas Islands, 29TNJ133004, middle intertidal, on *Corallina elongata* and sandy rocks, 26-III-1994, SANT-Algae 6902, SANT-Algae 6924. Muxía (West), 29TMH820712, 21-VIII-2005, SANT-Algae 16970. Santa Mariña harbour (East), 29TMH892824, rocks at lower intertidal, together with *Haraldia lenormandi*, 24-VIII-2005, SANT-Algae 16321. Camelle, Camariñas, 29TMH920818, 23-VIII-2005, SANT-Algae 16891. Camariñas, Lombo da Campa, Carnota, 29TMH894373, lower intertidal pool, on *Corallina elongata*, 22-IV-1989, SANT-Algae 5163. Punta Cantón, Louro, Muros-Noia ría, lower intertidal, on *Corallina elongata* and *Dictyota dichotoma*, 28-VII-1987, SANT-Algae 5167, as *Dasya rigidula*. Punta Insua, Carnota, 29TMH9035, lower intertidal, with *Stypocaulon scoparium* and *Corallina elongata*,

26-V-1990, SANT-Algae 5166. Punta Corna, Arousa ría, 29TNH047144, lower intertidal, 23-IV-1997, SANT-Algae 5613. Rúa Island, Arousa ría, 29TNH0511, sublittoral, beneath *Laminaria hyperborea* canopy, 26-VII-1964, 28-VII-1964, L-0194359, L-0194363, as *Dasya arbuscula*. Palmeira, Arousa ría, 4-VIII-1964, L-0194358, as *Dasya arbuscula*. **Lugo:** San Ciprián, Punta Furada (East), 29TPJ244399, lower intertidal, 25-IV-2005, SANT-Algae 16136. San Ciprián, Punta Besugueiro, 29TPJ247399, lower intertidal, 30-IX-2004, SANT-Algae 16303. San Ciprián, mouth of Lago Norte river 29TPJ231406, lower intertidal, on *Corallina elongata*, 7-IV-2005, SANT-Algae 15531, 15565. San Ciprián, Lago beach, 29TPJ227407, middle intertidal, on sand-covered rock, 10-II-2005, SANT-Algae 17184. Punta Riomar, Cangas de Foz, 29TPJ356317, on *Cystoseira tamariscifolia*, 5-IV-1993, SANT-Algae 6357. Punta del Castro, Barreiros, 29TPJ472249, lower intertidal, on sciophilic rocks, 20-III-2003, SANT-Algae 14439, 14480. **Pontevedra:** Punta Quilme, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH098098, lower intertidal, 19-VIII-1997, SANT-Algae 5860, as *Dasya ocellata*. Punta Barbafeita, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH089128, lower intertidal, 17-X-1997, SANT-Algae 9695. Punta Banqueira, Arousa ría, 29TNH106083, lower intertidal, on *Corallina elongata*, beneath *Himantalia elongata*, 30-III-1998, SANT-Algae 9973. San Vicente, Arousa ría, 4-5 m depth beneath *Saccorhiza polyschides*, 1-VII-1963, 6-VIII-1964, L-0194353, 0194356, as *Dasya corymbifera*. Cabeza del moro, Arousa ría, 15-VII-1963, L-0194355, as *Dasya corymbifera*. Jidoiro Pedregoso, Arousa ría, 15-VII-1963, L-0194354, as *Dasya corymbifera*. Palmeira, Arousa ría, 03-VIII-1964, L-0194352, as *Dasya corymbifera*. Centolleciras, Arousa ría, 12-VIII-1964, L-0194351. Punta de Paleiro, El Grove, *Himantalia* zone, 8-VIII-1964, L-0194365, 0194362, as *Dasya arbuscula*. La Lanzada, Arousa ría, 29TNH0900, *Himantalia* zone, 10-VIII-1964, 11-VIII-1964, L-0194364, 0194357, as *Dasya arbuscula*. San Vicente, Arousa ría, 29TNG0599, 2 m depth, *Himantalia* zone, 19-VII-1962, 5-VII-1963, L-0194360, 0194361, as *Dasya arbuscula*. Punta Placeres, Pontevedra ría, 29TNG263953, lower intertidal, 4-XI-1990, SANT-Algae 3272. Piedra Mouta, Marín, Pontevedra ría, 21-I-1933, Miranda's herbarium n° 182.1, as *Dasya arbuscula*. Marín Laboratory, Pontevedra ría, subtidal, 14-III-1933, Miranda's herbarium n° 112, as *Dasya arbuscula*. Piedra Mouta, Pontevedra, 4-6 m depth, dredging, 21-I-1933, Miranda's herbarium n° 112, as *Dasya arbuscula*. Cabo Estay, Vigo ría, 29TNG152704, lower intertidal, on sandy rocks, 26-X-1996, SANT-Algae 3524. Vigo harbour near to Navales Patouiro factory, Vigo ría, on *Balanus perforatus*, 17-III-1995, SANT-Algae 8077, as *D. ocellata*. Iberconsa, Vigo harbour, Vigo ría, 29TNG205759, on dock, 25-IV-1997, SANT-Algae 9204. Punta Sansón, Baiona, 5-IX-1914, Bescansa's herbarium.

Material of *Dasya ocellata*

A Coruña: Vispón point, Ferrol ría, 29TNJ592132, on *Cladophora*, 5-VII-1986, SANT-Algae 410. La Graña marina, Ferrol ría, 29TNJ599145, on *Codium fragile* subsp. *tomentosoides*, 10-VII-1986, SANT-Algae 408. Punta Leiras, Ferrol ría, 29TNJ605130, on *Cystoseira tamariscifolia*, 19-III-1988, SANT-Algae 409. Isla Castelo (North), A Coruña ría, 29TNJ530017, intertidal pool, on *Cladophora pellucida*, 22-IX-1990, SANT-Algae 4825. Oza marina, A Coruña ría, 29TNH501998, subtidal, on *Balanus*, 14-IV-1994, SANT-Algae 7345. Oza hospital, A Coruña ría, 29TNH502994, lower intertidal, sheltered, on *Mytilus*, 24-XII-1991, SANT-Algae 4527, as *Dasya butchinsiae*. El Pasaje, A Coruña ría, 29TNH523985, subtidal, on *Balanus*, 29-VII-1992, SANT-Algae 7338. Castillo de San Antón, A Coruña ría, 29TNJ497019, lower intertidal, 26-I-1990, SANT-Algae 4824.

Lugo: San Ciprián, Xove, inner part of Morás dock, 29TPJ239418, lower intertidal, sciophilic walls, 15-XI-2004, SANT-Algae 15610. San Ciprián, Punta Furada (East), 29TPJ244399, middle intertidal, 25-IV-2005, SANT-Algae 16130. **Pontevedra:** Placeres, Pontevedra ría, subtidal, shaded face of rocks, 11-II-1933, Miranda's herbarium n° 94. Punta Placeres, Pontevedra ría, 29TNG263953, on *Codium tomentosum*, 7-II-1989, SANT-Algae 3020. Vigo harbour, new dock next to fish quay, Vigo ría, on rocks, 13-VII-1995, SANT-Algae 825. Iberconsa, Vigo harbour, 29TNG205759, on quay rocks, 25-IV-1997, SANT-Algae 9205. Coia quay, Vigo harbour, 29TNG212758, on *Balanus*, 29-III-1994, SANT-Algae 8297. Patos beach, Carreira bay, Nigrán, 29TNG142672, middle intertidal, 18-III-2003, SANT-Algae 14831.

Material of *Dasya sessilis*

A Coruña: Nande bay, Ferrol ría, 29TNJ584124, on *Sargassum muticum*, 21-VIII-1990, SANT-Algae 469, as *Dasya ocellata*. Citro beach, Betanzos ría, 29TNJ577040, drifted, 29-IX-1996, SANT-Algae 8457, as *Dasya punicea*. Casino marina, A Coruña ría, 29TNJ499025, subtidal (-7 m) on *Mytilus* and rock, 15-IV-1997, SANT-Algae 8431, as *Dasya punicea*. Dársena marina, A Coruña ría, 29TNJ490022, lower intertidal, on rock, *Balanus* and *Cystoseira baccata*, 13-XI-2000, 1-II-2002, SANT-Algae 14167, 14246, as *Dasya ocellata*. Oza quay, A Coruña harbour, 29TNJ499003, lower intertidal, on *Balanus* and *Mytilus*, 22-V-2001, SANT-Algae 14066, as *Dasya ocellata*. Batería quay, A Coruña harbour, 29TNJ487018, lower intertidal, on *Mytilus*, 22-V-2001, SANT-Algae 14209, as *Dasya ocellata*. Trasatlánticos quay, A Coruña harbour, 29TNJ489020, subtidal (-1 m) on *Codium vermilara*, 22-V-2001, SANT-Algae 14145, as *Dasya ocellata*. San Antón, A Coruña ría, 29TNJ497019, subtidal (-8 m), on *Mytilus* and *Balanus*, together with *Heterosiphonia japonica* and *Compsobambion thuyoides*, 8-II-2004, SANT-Algae 15077, as *Dasya punicea*. Arnela point, O Sardiñeiro bay, 29TMH814545, lower intertidal, 28-II-1998, SANT-Algae 9671, as *Dasya butchinsiae*. Punta Cambrona, Muros-Noia ría, 29TNH038366, lower intertidal, on rock, *Balanus* and *Mytilus*, 29-X-2004, SANT-Algae 15783. **Lugo:** San Ciprián, El Portiño (North), 29TPJ135921, subtidal (-3 m) on sandy rocks, 13-VII-2005, SANT-Algae 16052. **Pontevedra:** Piedra Seca light-house, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH067110, subtidal (-15, -19 m), maërl bed and gravel, 22-IX-1995, 23-VI-1995, 23-I-1997, SANT-Algae 7426, 8739, 14965, as *Dasya ocellata* and *D. punicea*. Puerto point, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH112128, lower intertidal, 10-I-1997, SANT-Algae 9263, as *Dasya punicea*. Naval beach, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH103128, lower intertidal, on *Balanus* and *Mytilus*, 29-X-2004, SANT-Algae 15767. A Toxa Island, Arousa ría, 29TNH1204, middle intertidal, 27-VIII-1992, SANT-Algae 3856, as *Dasya ocellata*. A Toxa, O Grove, Arousa ría, 29TNH125032, lower intertidal, 27-III-1998, SANT-Algae 9840, as *Dasya punicea*. Islote Gorma, Arousa ría, 29TNH158144, 11-XI-2005, SANT-Algae 16503. Moreira point, O Grove, Arousa ría, 29TNH086039, maërl bed (-5 m) together with *Heterosiphonia japonica*, 4-VI-2004, SANT-Algae 15745. Negreiros de Tierra, O Grove, Arousa ría, 29TNH087052, dredging (-5 m), 4-VI-2004, SANT-Algae 15746. As Sinas point, Arousa ría, 29TNH144141, lower intertidal, sandy rocks 12-XII-1997, SANT-Algae 5978, as *Dasya punicea*. Vilaxoan, Arousa ría, 29TNH174157, subtidal (-3 m) on gravel and mud, 25-II-2005, SANT-Algae 15520. Malveira Island, Arousa ría, 29TNH163176, subtidal (-3 m) on gravel and mud, 25-II-2005, SANT-Algae 15521. Malveira Island, Arousa ría, 29TNH173177, subtidal (-3 m) on gravel and mud, 25-II-2005, SANT-Algae 15519. Placeres point, Pontevedra ría, 29TNG263953, lower intertidal on mud-covered rocks, 19-VIII-1989, 16-IX-1989, 16-X-1989, SANT-Algae 3021, 3017, 3018, as

Dasya ocellata and *D. butchinsiae*. Outer dock, Bueu harbour, Pontevedra ría, 29TNG177864, dredging (-8 m) on gravel and maërl, 14-VI-2005, SANT-Algae 15759. Moaña harbour, Vigo ría, 29TNG233818, lower intertidal, on vertical quay walls, 17-XI-2004, 25-VIII-2005, SANT-Algae 15518, 16328. San Adrián point, Vigo ría, 29TNG287829, sand and mud-covered rocks, lower intertidal, 12-XI-1996, SANT-Algae 3589, as *Dasya punicea*. Ratas Island, Vigo ría, 29TNG195785, on sand-covered rocks, lower intertidal, 13-XI-1996, SANT-Algae 9264, as *Dasya punicea*. Vigo Marina, Vigo ría, 29TNG2377, experimental surfaces for fouling study, 11-V-1992, SANT-Algae 3460, as *Dasya ocellata*. Vigo harbour near to Industrias Navales Patouro, on *Balanus perforatus*, on dock rocks, 17-III-1995, SANT-Algae 8091, 8092, as *Dasya butchinsiae*, as *Dasya ocellata*. Iberconsa, Vigo harbour, 29TNG205759, on rocks, 25-IV-1997, SANT-Algae 9199, 9200, as *Dasya punicea*. Coia externo dock, Vigo harbour, 29TNG212758, on *Balanus*, 29-III-1994, SANT-Algae 8271, 8318, as *Dasya ocellata*. Near Industrias Vulcano, Vigo harbour, 29TNG2477, on rocks, 15-VI-1995, SANT-Algae 8036, as *Dasya ocellata*. Bouzas quay, Vigo harbour, 29TNG206755, on *Gracilaria gracilis*, 17-II-1995, SANT-Algae 8231, as *Dasya ocellata*. Inner Coia dock, Vigo harbour, 29TNG212757, on rocks, 29-III-1994, 7-V-1997, SANT-Algae 8277, 9232, as *Dasya ocellata* and *D. punicea*. Arroas point, Vigo ría, 29TNG241804, subtidal (-9 m), dredging on gravel, 24-IX-2004, SANT-Algae 15717. Vigo harbour, new dock near fish quay, on rocks, 13-VII-1995, SANT-Algae 7825, as *Dasya ocellata*. Borna point, Vigo ría, 29TNG251807, subtidal (-2, -9 m) dredging on gravel, 24-IX-2004, SANT-Algae 15718. Domayo point, Vigo ría, 29TNG256809, subtidal (-2 m) dredging on gravel, 24-IX-2004, SANT-Algae 15719.

Material of *Heterosiphonia japonica*

A Coruña: A Muela del Segao, Ferrol ría, 29TNJ562115, subtidal (-5 m) epiphytic on *Cystoseira usneoides*, 1-IX-1998, SANT-Algae 11770, as *Dasyasiphonia* sp. San Martín point, Ferrol ría, 29TNJ578122, subtidal (-12 m) on sand-covered rocks, 10-IX-1998, SANT-Algae 11769, as *Dasyasiphonia* sp. Nande bay, Ferrol ría, 29TNJ584124, on *Gymnogongrus crenulatus*, 19-III-1988, SANT-Algae 411, as *Dasya butchinsiae*. Leiras point, Ferrol ría, 29TNJ605130, on *Cystoseira tamariscifolia*, 19-III-1988, SANT-Algae 409, as *Dasya ocellata*. Laxe bay, Ferrol ría, 29TNJ582128, on *Corallina elongata* and on *Cystoseira* sp., 16-IV-1988, SANT-Algae 412, 413, as *Dasya butchinsiae*. Santa Cristina Island, A Coruña ría, 29TNH508993, lower intertidal pool, 27-IV-1995, SANT-Algae 7419, as *Heterosiphonia crispella* var. *laxa*. Outer Santa Cristina Island, A Coruña ría, 29TNH509994, subtidal (-2 m) on *Balanus* and *Mytilus*, 23-II-2004, SANT-Algae 15094. San Antón castle, A Coruña ría, 29TNJ497019, lower intertidal, 5-XII-1994, SANT-Algae 7310, 7316, as *Dasya butchinsiae* and *Heterosiphonia crispella* var. *laxa*. San Antón, A Coruña ría, 29TNJ497019, subtidal (-8 m), on *Mytilus* and *Balanus*, with *Compositamnion thuyoides* and *Pterothamnion plumula*, 8-II-2004, SANT-Algae 15073. Casino Marina, A Coruña ría, 29TNJ499025, subtidal (-9-13 m) on *Mytilus* and rocks, 15-III-1997, 15-IV-1997, SANT-Algae 8425, 8434, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Dársena, A Coruña harbour, 29TNJ488022, subtidal (-1 m) on *Mytilus*, 22-V-2001, SANT-Algae 14192, as *Dasyasiphonia* sp. Dársena Marine Club, A Coruña harbour, 29TNJ489022, lower intertidal, on *Cladophora rupestris*, 1-II-2002, SANT-Algae 14243, as *Dasyasiphonia* sp. Lagoa bay, A Coruña ría, 29TNJ480038, subtidal, on *Corallina officinalis*, 13-VII-2002, SANT-Algae 15898. Barrañán, Arteixo, 29TNH357958, subtidal (-2 m), 3-VIII-1998, SANT-Algae 13838, as *Dasyasiphonia* sp. Barrañán beach, Arteixo, 29TNH358957, middle intertidal, on sand-covered rock, 29-VIII-2003, SANT-Algae 15349. Cambrona

point, Muros-Noia ría, 29TNH038366, lower intertidal, on rocks, *Balanus* and *Mytilus*, 29-X-2004, SANT-Algae 15782. Fogareiro beach, Muros-Noia ría, 29TMH937335, subtidal (-4 m) dredging on maërl and gravel, 10-II-2006, SANT-Algae 17142. San Francisco bay, Muros-Noia ría, beneath *Laminaria hyperborea* canopy, subtidal (-9 m), 23-VIII-1988, SANT-Algae 5165, as *Dasya ocellata*. Insuela point, Arousa ría, 29TNH030131, on vertical rocks at lower intertidal, with *Undaria pinnatifida*, *Halurus flosculosus*, *Aglaothamnion trippinnatum* and *Rhodophyllis divaricata*, 23-I-2004, SANT-Algae 15024. Riveira, Arousa ría, 29TNH064144, subtidal (-11 m) dredging on maërl, 28-IV-2004, SANT-Algae 15714. Castro point, Arousa ría, 29TNH017096, subtidal (-10 m) dredging on maërl with *Ulva*, 22-VI-2005, SANT-Algae 15836. Rúa Island, Arousa ría, 29TNH050112, subtidal (-18 m) on gravel, 16-VI-1995, SANT-Algae 7396, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Corna point, A Pobra do Caramiñal, Arousa ría, 29TNH047144, epiphytic on *Corallina elongata*, 23-IV-1997, SANT-Algae 9258 as *Dasyasiphonia chejuensis*. Tenencia Island, Arousa ría, 29TNH103164, 19-I-2005, SANT-Algae 17036. Lugo: Punta Furada (East), Cervo, 29TPJ244399, lower intertidal, 30-IX-2004, SANT-Algae 15459. Inner Morás dock, Xove, 29TPJ239418, lower intertidal on polychaetes, 15-XI-2004, SANT-Algae 15263. San Ciprián, Lago beach, 29TPJ227411, dredging (-5 m) on *Zostera marina* area, 12-VII-2005, SANT-Algae 16101. San Ciprián, inner Morás dock, 29TPJ239418, subtidal (-6 m) on rock, 13-VII-2005, SANT-Algae 16074. Toxido beach, Vivero ría, 29TPJ101440, subtidal (-4 m) with *Falkenbergia rufolanosa*, 10-IX-2002, SANT-Algae 13950, as *Dasyasiphonia* sp. Pontevedra: Piedra Seca Lighthouse, Arousa ría, 29TNH067110, subtidal (-10-19 m) on maërl and gravel, 23-VI-1995, 22-IX-1995, 6-III-1996, 9-V-1996, 23-I-1997, SANT-Algae 7425, 7445, 7450, 7580, 7690, 8724, 8789, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Quilme point, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH098098, lower intertidal, 19-VIII-1997, SANT-Algae 5860, as *Dasya ocellata*. Puerto point, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH112128, rocks at lower intertidal, 10-I-1997, SANT-Algae 3694, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Naval beach, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH103128, lower intertidal, on *Balanus* and *Mytilus*, 29-X-2004, SANT-Algae 15768. Near Barbafeita point, Arousa Island, Arousa ría, 29TNH084128, dredging (-9 m) on maërl, 17-VI-2005, SANT-Algae 15831. Tragove, Arousa ría, 29TNH143082, lower intertidal, on sand-covered rocks, 23-I-1997, SANT-Algae 3728, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Moreira point, O Grove, Arousa ría, 29TNH086039, on maërl (-5 m) with *Dasya sessilis*, 4-VI-2004, SANT-Algae 15744. A Toxa, O Grove, Arousa ría, 29TNH126058, lower intertidal, 30-I-1998, SANT-Algae 9404. Tulla beach, Pontevedra ría, 29TNG153876, subtidal (-9 m) dredging on maërl and gravel, 18-II-2005, SANT-Algae 15711. Loira point, Pontevedra ría, 29TNG208906, subtidal, (-10 m) dredging on maërl and gravel, 14-VI-2005, SANT-Algae 15764. Coia dock, Vigo harbour, 29TNG212758, on *Cystoseira baccata* and *Balanus*, 29-III-1994, SANT-Algae 8265, 8266, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Near Industrias Navales Patouro, Vigo harbour, on *Balanus*, 25-VI-1994, 17-III-1995, SANT-Algae 8086, 8090, 8119, 8150, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Iberconsa, Vigo harbour, Vigo ría, 29TNG205759, on quay rocks, 25-IV-1997, SANT-Algae 9202, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Alcabre, Vigo harbour, 29TNG1975, on quay rocks, 27-IX-1995, SANT-Algae 7945, as *Dasyasiphonia chejuensis*. Leixón de Area milla, Vigo ría, 29TNG157775, subtidal (-16 m), dredging on maërl and gravel, 7-IX-2004, SANT-Algae 15712. Castros da Barra, Vigo ría, 29TNG138771, subtidal (-13 m), on maërl and gravel, 8-IX-2004, SANT-Algae 15522. Cangas bay, Vigo ría, 29TNG185769, subtidal (-17 m), dredging on gravel, 17-IX-2004, SANT-Algae 15713. Cangas bay, Vigo ría, 29TNG188777, subtidal (-10 m) dredging on maërl, epizoic on polychaete, 17-VIII-2004, SANT-Algae 15710. Rodeira, Vigo ría, 29TNG205783, 29TNG205784, subtidal (-4-6 m) on maërl, with *Kallymenia reni-*

formis, *Gracilaria multipartita* and *Sargassum muticum*, 17-III-2004, 18-V-2005, 7-VII-2005, 19-I-2006, SANT-Algae 15105, 15692, 15715, 16752, 16774, 17080, 17104.

Acknowledgements

We thank Dr. Verlaque for verifying the identification of *Dasya sessilis* and for his suggestions to improve the manuscript, and Dr. Prud'homme van Reine for the location of Donze's herbarium. Also thank the herbaria cited in the text for loan of specimens.

We are also grateful with the anonymous referee, Dr. Tomás Gallardo and Dr. Jesús Muñoz for their helpful comments and corrections. The present work is a contribution to PGID-IT03PXIB10301PR project (Xunta de Galicia).

References

- Afonso-Carrillo, J. & Sansón, M. 1999. *Algas, bongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica*. Universidad de La Laguna. La Laguna.
- Ballantine, D.L. & Aponte, N.E. 2004. *Dasya abbottiana* sp. nov. (Dasyaceae, Rhodophyta) from Puerto Rico, Caribbean Sea. *Cryptogamie Algologie* 25(4): 409-417.
- Bárbara, I., Cremades, J., Veiga, A.J. & López Rodríguez, M. C. 2003. *Dasyasiphonia* sp. (Ceramiales, Dasyaceae) nuevo rodófito alóctono para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60(2): 440-443.
- Bárbara, I., Cremades, J. & Veiga, A.J. 2004. Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the "Ría de Arousa" (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis* 28: 27-37.
- Bárbara, I., Cremades, J., Calvo, S., López-Rodríguez, M.C. & Dosil, J. 2005. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62(1): 69-100.
- Bjærke, M.R. & Rueness, J. 2004. Effects of temperature and salinity on growth, reproduction and survival in the introduced red alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Botanica Marina* 47(5): 373-380.
- Choi, H.G. 2001. Morphology and reproduction of *Heterosiphonia pulchra* and *H. japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Algae* 16(4): 387-409.
- De Jong, Y. 1997. Studies on Dasyaceae. I. Reproductive structures of *Eupogon planus* and *E. spinellus* (Ceramiales, Rhodophyta) from Corsica (Mediterranean). *Phycologia* 36(4): 281-292.
- Dixon, P.S. & Irvine, L.M. 1970. Miscellaneous notes on algal taxonomy and nomenclature III. *Botaniska Notiser* 123: 474-487.
- Donze, M. 1968. The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW. Spain). *Blumea* 16: 159-192.
- Fredericq, S. & Norris, J.N. 1986. The structure and reproduction of *Dasya haitiana* sp. nov. (Dasyaceae, Rhodophyta) from the Caribbean Sea. *Phycologia* 25(2): 185-196.
- Lein, T.E. 1999. A newly immigrated red alga ("*Dasyasiphonia*", Dasyaceae, Rhodophyta) to the Norwegian coast. *Sarsia* 84: 85-88.
- Maggs, C.A. 1998. Life history variation in *Dasya ocellata* (Dasyaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 37(2): 100-105.
- Maggs, C.A. & Hommersand, M.H. 1993. *Seaweeds of the British Isles, Volume 1 Rhodophyta Part 3A Ceramiales*. The Natural History Museum, London.
- Otero-Schmitt, J. 1993. *Estudio de las fitocenosis bentónicas litorales en el tramo de costa comprendido entre Pta. Louro y Pta. Remedios (La Coruña-España)*. PhD Thesis. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2002. [2003] Caracterización florística y zonación de las algas bentónicas marinas del puerto de A Coruña (N.O. Península Ibérica). *Nova Acta Científica Compostelana* 12: 35-66.
- Schlech, K.E. & Abbott, I.A. 1989. Species of Dasyaceae (Rhodophyta) from Hawaii. *Pacific Science* 43(3): 332-351.
- Schneider, C.W. & Searles, R.B. 1991. *Seaweeds of the Southeastern United States. Cape Hatteras to Cape Canaveral*. Duke University Press, Durham.
- Seoane-Camba, J. 1957. Algas superiores de las rías bajas gallegas. *Investigación Pesquera* 8: 15-28.
- Stegenga, H. 1997. Een nieuwe Japanse invasie-voor een systematisch probleem. *Het Zeeperd* 57(5): 109-113.
- Taylor, W.R. 1979. *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. The University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Veiga, A.J., Cremades, J. & Bárbara, I. 1998. Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 6283-6307. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 56(1): 121-123.
- Verlaque, M. 2002. Morphology and reproduction of *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta), an introduced Asian species thriving in Thau Lagoon (France, Mediterranean Sea). *Phycologia* 41(6): 612-618.
- Yamada, Y. 1928. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 9. Marine algae of Mutsu Bay and adjacent waters. II. *Scientific reports of Tohoku Imperial University* 4(3): 497-534.

Associate Editor: T. Gallardo

Received: 23-IX-2005

Accepted: 11-IV-2006

3.- *Cladophora rhodolithicola* sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maerl beds. 2009. *European Journal of Phycology* 44(2): 155-169.

Resumen:

A partir de evidencias morfológicas y moleculares se describe *Cladophora rhodolithicola* sp. nov., una pequeña macroalga clorófita epífita de rodolitos, procedente de las costas atlánticas de las Islas Británicas, Francia y España. Los análisis filogenéticos moleculares revelan que esta especie epífita de rodolitos se aproxima a *C. pymaea*, una especie que también crece sobre maërl y pequeña piedras y cuya posición sistemática era previamente incierta. El hecho de que ambas especies, junto con otras dos distintivas de *Cladophora* (*C. echinus* y *C. battersii*), se sitúen entre las especies tradicionalmente asignadas a la sección *Longi-articulatae* de *Cladophora*, presenta implicaciones para el conocimiento de la evolución del género. La sección *Longi-articulatae* es uno de los grupos más singulares de *Cladophora*, caracterizados por talos anchos con célula basal conspicua, crecimiento estrictamente acropétalo y ausencia de rizoides intercalares. En el presente trabajo se muestra que caracteres anormales tales como un crecimiento reducido e irregular, y la presencia de rizoides intercalares se han desarrollado varias veces y de manera independiente dentro de este clado.

Cladophora rhodolithicola sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maerl beds

FREDERIK LELIAERT¹, CHRISTIAN BOEDEKER², VIVIANA PEÑA³, FRANCIS BUNKER⁴,
HEROEN VERBRUGGEN¹ AND OLIVIER DE CLERCK¹

¹Phycology Research Group and Centre for Molecular Phylogenetics and Evolution, Biology Department, Ghent University, Krijgslaan 281 S8, 9000 Ghent, Belgium

²National Herbarium of the Netherlands, Leiden University Branch, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands

³Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña, 15071, A Coruña, Spain

⁴MarineSeen, Estuary Cottage, Bentlass, Hundleton, Dyfed, Wales SA7 1SRN, UK

(Received 3 June 2008; revised 12 August 2008; accepted 14 August 2008)

Cladophora rhodolithicola sp. nov., a small green macroalgal epiphyte on rhodoliths, is described from the Atlantic coasts of the British Isles, France and Spain, based on morphological and molecular evidence. Molecular phylogenetic analyses reveal that the rhodolith epiphyte is closely related to *C. pygmaea*, a dwarf species that also grows on maerl and small stones and whose systematic position was previously uncertain. The fact that both species, along with two other distinct *Cladophora* species (*C. echinus* and *C. battersii*), are resolved among species traditionally assigned to the *Cladophora* section *Longi-articulatae*, has implications for our understanding of the evolution of the genus. The section *Longi-articulatae* is one of the most distinctive groups in *Cladophora*, being characterized by coarse thalli with conspicuous basal cells, strict acropetal growth and the lack of intercalary rhizoids. Here we show that deviant character states such as reduced and irregular growth, and intercalary rhizoids have evolved independently several times within this clade.

Key words: *Cladophora rhodolithicola*, Cladophorophyceae, green algae, maerl, marine, phylogeny, rhodolith beds, Siphonocladales, systematics, Ulvophyceae

Introduction

Rhodolith or maerl beds are composed of high concentrations of free-living, non-geniculate coralline red algae and are found worldwide in arctic, temperate and tropical marine waters (Foster, 2001; Wilson *et al.*, 2004). Maerl beds, which vary in size from tens to thousands of square metres, harbour high biodiversity and have significantly higher habitat heterogeneity than common adjacent substrata including gravel, sand, and impacted dead maerl beds (Bordehore *et al.*, 2003; BIOMAERL Team, 2003; Kamenos *et al.*, 2003; Steller *et al.*, 2003; Hall-Spencer *et al.*, 2006). This high diversity is partly a result of the branched twig-like thalli of the coralline red algae that lock together into a network, providing ecological niches for a diverse range of associated macroalgae and invertebrates, some of which may be confined to the maerl habitat (Hily *et al.*, 1992; Birkett *et al.*, 1998; Grall *et al.* 2006). The diversity of associated

seaweeds in maerl beds is dominated by red algae, but also numerous green algae, including species of *Bryopsis*, *Cladophora*, *Codium*, *Derbesia* and *Ulva* grow as epiphytes on rhodoliths (Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL Team, 1999; Peña & Bárbara, 2008).

Cladophora is a large and common green macroalgal genus with a worldwide distribution in marine as well as freshwater habitats. Plants have simple thallus architecture, composed of branched, uniseriate filaments of multinucleate cells. The taxonomy of the genus is problematic. Molecular phylogenetic studies have shown that the circumscription of *Cladophora*, as well as the included morphological sections and species are in need of revision. The genus is polyphyletic with representatives in three different clades (Cladophorales-, Siphonocladales- and *Aegagropila*-clade), but nomenclatural changes have not yet been proposed (Bakker *et al.*, 1994; Hanyuda *et al.*, 2002; Leliaert *et al.*, 2003). At the species level, taxonomic problems arise from intraspecific morphological variability and cryptic genetic diversity.

Correspondence to: Frederik Leliaert. E-mail: frederik.leliaert@ugent.be

ISSN 0967-0262 print/ISSN 1469-4433 online/09/020000155 169 © 2009 British Phycological Society
DOI: 10.1080/09670260802573113

Examples include cryptic species in *C. vagabunda* (Linnaeus) van den Hoek (Bakker *et al.*, 1995a) and *C. coelothrix* Kützinger (Leliaert *et al.*, 2007a), and *C. albida* (Nees) Kützinger and *C. sericea* (Hudson) Kützinger forming a morphologically diverse species complex (Bakker *et al.*, 1995b). Although the exact number of species along the Atlantic coasts of Europe is uncertain, 18 morphospecies are currently recognized based on differences in habit, mode of attachment, organization of branch systems (acropetal with cell divisions largely confined to the apical cells, or irregular with many intercalary cell division), number of branches per node, insertion of the branches (apical with a slightly inclined cross wall or lateral with a steeply inclined cross wall), cell shape and dimensions, and thickness of the cell walls (van den Hoek, 1963; Leliaert & Boedeker, 2007). Along the Atlantic European coast, several *Cladophora* species have been reported on maërl, including *C. albida*, *C. battersii* van den Hoek, *C. hutchinsiae* (Dillwyn) Kützinger, *C. laetevirens* (Dillwyn) Kützinger, *C. lehmanniana* (Lindenberg) Kützinger, *C. pellucida* (Hudson) Kützinger, *C. pygmaea* Reinke, *C. retroflexa* (Bonnemaïson ex P.L. Crouan & H.M. Crouan) van den Hoek, *C. rupestris* (Linnaeus) Kützinger and *C. sericea* (Donze, 1968; Cabioch, 1969; Blunden *et al.*, 1977; Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL Team, 1999; Mannino *et al.*, 2002; Bárbara *et al.*, 2004; Peña & Bárbara, 2008).

A small, distinct *Cladophora* has been commonly found in maërl beds of the British Isles (Maggs, 1983; Birkett *et al.*, 1998; Bunker & Camplin, 2006), and the Atlantic coast of Spain (Peña & Bárbara, 2006). These subtidal plants have been referred to as small growth forms of *Cladophora rupestris* (Linnaeus) Kützinger, which normally forms large, rope-like tufts on intertidal rocks. The conspecificity with *C. rupestris* is questionable from a morphological as well as ecological perspective. In this paper we aim to determine the identity of the enigmatic rhodolith epiphyte and examine its systematic position using morphological and molecular data.

Material and methods

Specimens of *Cladophora* were collected from maërl beds in Wales, France and Spain, and voucher specimens from Ireland (Maggs, 1983) were received on loan from GALW (Tables 1, 2). Specimens were preserved in 5% formalin in seawater or kept alive in seawater for culturing purpose (Table 1). Unialgal cultures could not be established because clean, cut off apical cells failed to grow and died after 1 or 2 weeks. Instead, the *Cladophora* plants grew successfully (but slowly) on the rhodoliths in the presence of other epiphytic or associated algae. Algal cultures were

grown in 1/8x modified Provasoli enriched seawater (West & McBride, 1999) at 17°C, under a 12-h:12-h light-dark cycle with a photon flux rate of c. 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Stronger enrichment solutions, higher temperatures and levels of irradiation resulted in the thalli being overgrown by epiphytic algae. Specimens were examined with an Olympus BX51 bright field light microscope and an Olympus SZX10 stereo microscope (Olympus Co., Tokyo, Japan). Photographs were taken with an Olympus E410 digital camera mounted on the light or stereo microscope. Additional specimens that were examined morphologically include cultures of *C. pygmaea* and *C. echinus* (Biaioletto) Kützinger, and other specimens of the *Cladophora* section *Longi-articulatae* (Table 1).

Specimens for the molecular analyses were collected from two maërl beds, one in the British Isles (Milford Haven, UK), the other in north-western Spain (Ría de Vigo, Galicia). Additional taxa from which sequences were generated, or obtained from GenBank, are listed in Tables 1 and S1 (see supplementary material, available at: http://www.informaworld.com/mpp/uploads/leliaert_et_al_supplementary-material.pdf). Molecular phylogenetic analyses were based on small subunit (SSU), partial large subunit (LSU) rDNA and partial rDNA ITS1-5.8S-ITS2 sequences. Clean portions of the living or silica-dried plants were isolated for DNA extraction. The minute plants of *C. pygmaea* were carefully isolated from small stones under a stereo microscope with fine tweezers. DNA of *C. dotyana*, *C. echinus*, *C. herpestica*, *C. pellucidoidea* and *C. sakaii* was extracted from unialgal cultures. DNA extraction, PCR amplification and sequencing were performed as described in Leliaert *et al.* (2007a, b).

The LSU sequences were included in a preliminary neighbor-joining analysis in PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2002) with more than 200 cladophoralean sequences (Boedeker, unpublished data). Based on this result, closely related taxa of the maërl epiphytes along with representatives of the main cladophoralean clades were selected for subsequent phylogenetic analyses. Three data sets were considered. The first one was assembled to assess the phylogenetic relationship of the rhodolith epiphytes within the Cladophorophyceae (Cladophorales/Siphonocladales). This data set consisted of an alignment of 46 partial LSU rDNA sequences with *Cladophora horii* van den Hoek & M. Chihara selected as the outgroup taxon based on Leliaert *et al.* (2003). This dataset will further be referred to as the LSU alignment. In order to determine the phylogenetic position of *Cladophora battersii*, for which we were able to sequence only the first 999 base pairs of the SSU rDNA, a second dataset of 34 SSU sequences was assembled (Table S1, available at: http://www.informaworld.com/mpp/uploads/leliaert_et_al_supplementary-material.pdf). Based on the results of the phylogenetic analysis inferred from the LSU alignment, a third dataset was assembled and analysed to examine the phylogenetic position of the putative new species on maërl among related species (from hereon referred to as the *Longi-articulatae* (LA) clade) with more confidence. This dataset consisted of

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

157

Table 1. Specimens for which new sequences were generated with collection data (location, collector, date of collection and voucher information) and EMBL accession numbers.

Species	Collection and voucher information	SSU rDNA	partial LSU rDNA	rDNA ITS
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützting	France: Normandy: Cherbourg, intertidal rockpool (W. Prud'homme van Reine, summer 2005, B19, L 0793563)		FM205025	
<i>Chaetomorpha aerea</i>	UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven, subtidal (–4 m), on maerl (F. Bunker, 6 Nov 2007, Bunker3/F720, GENT)		FM205026	
<i>Cladophora batterai</i> van den Hoek	Ireland: Co. Donegal: SW Mulroy Bay, unattached tufts in a very sheltered, enclosed sea lough with freshwater input (C. Maggs, 180, L 0793567)	FM205047		
<i>Cladophora dotyana</i> Gilbert	Fiji: Great Astrolabe Reef (M & D. Littler, 15 Feb 1996, DML40094/F648, US)	FM205048		
<i>Cladophora dotyana</i>	Australia: Queensland: Townsville: Arthur Bay (M. van Oppen, 1991, CrugABA/Crugul/F221, as ' <i>Cladophora rigida</i> ')			
<i>Cladophora echinus</i> (Bischoff) Kützting	Algeria: Algiers, (R. Delepine, summer 1960, no. 60/55, UTEX LB 148/F533) ^{a,b}	FM205029		
<i>Cladophora fredayi</i> Harvey	New Zealand: Kaikoura: Oaru stream, subtidal (–0.5 m, on rock with coralline crusts (C. Boedeker, Nov 2002, C48, L 0793564)	FM205030		
<i>Cladophora herpestica</i> (Montagne) Kützting	China: Hainan (I. Bartsch, 1990, ClozC007/Cherp1/F211) ^a	FM205031		
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützting	Netherlands: Zeeland: Westkapelle, intertidal, on rock (C. Boedeker, Aug 2004, B21, L 0793552)	FM205032		
<i>Cladophora laetevirens</i>	UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven, subtidal (–4 m), on maerl (F. Bunker, 6 Nov 2007, Bunker3/F719, GENT)	FM205033		
<i>Cladophora mirabilis</i> (C. Agardh) Rabenhorst	South Africa: Cape Town: Hout Bay, drift (C. Boedeker, Sep 2005, E09, L 0793561)	FM205034		
<i>Cladophora ohkubana</i> Holmes	Oman: Dhofar: Mirbat: Hoon's Bay (T. Schils <i>et al.</i> , 25 Sep 2003, DHO151/F172, GENT)	FM205035		
<i>Cladophora pellicida</i> (Hudson) Kützting	Madagascar: Porto da Cruz (E. Coppéjans & O. De Clerck, 16 May 2006, HEC 15794/F529, GENT)	FM205036		
<i>Cladophora pellicida</i>	France: Brittany: La Conquet, intertidal rockpool (C. Boedeker, Jun 2004, A25, L 0793562)	FM205037		
<i>Cladophora pelliculoides</i> van den Hoek	Canary Islands: Tenerife (collector unknown, 1988, CpoT/Cpeloid3/F218) ^a	FM205038		FM205054
<i>Cladophora pygmaea</i> Reinke	UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven, subtidal (–4 m), on pebbles (F. Bunker, 6 Nov 2007, Bunker3/F718, GENT) ^a	FM205039		
<i>Cladophora pygmaea</i>	UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven, subtidal, on pebbles (C. Maggs, summer 2006, J94, L 0793569)	FM205040		
<i>Cladophora pygmaea</i>	Denmark: Sønder Steen (Baltic Sea), subtidal (–12 m), on pebbles (R. Nielsen <i>et al.</i> , Sep 1993, J24/RN93105, L 0793547)	FM205041		
<i>Cladophora radiosa</i> (Suhr) Kützting	South Africa: Western Cape: Saldanha Bay, epilithic in intertidal rock pool (C. Boedeker, Sep 2005, E14, L 0793566)	FM205042		
<i>Cladophora rhodolithicola</i> Leliaert	UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven, on maerl (F. Bunker, Jun 2006, FL1036/F530, GENT) ^a	FM205043		
<i>Cladophora rhodolithicola</i>	UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven, subtidal (–4 m), on maerl (F. Bunker, 6 Nov 2007, Bunker3/F716, GENT, Holotype) ^a	FM205044		FM205055
<i>Cladophora rhodolithicola</i>	Spain: Pontevedra: Ría de Vigo: Vigo: Baliza de Tofño, subtidal (–11 m), on maerl (V. Peña & I. Bárbara, 12 Sep 2007, FL1193/F715, GENT and SAINT-Algae 19589) ^a	FM205045		FM205056
<i>Cladophora sakaii</i> L.A. Abbott	Japan: Choshi (C. van den Hoek, 1990, CsakC1/Csak1/F223) ^a	FM205046		

^aCulture maintained in GENT. ^bIsolate examined by van den Hoek (1963: 50, table 5).

Table 2. Additional specimens of *Cladophora rhodolithicola* that were examined morphologically.

Locality	Habitat	Collector(s), collection date and voucher information
France: Bretagne: Finistère: Molène: Banc des Pourceaux	On maerl, 4–11 m deep	J. Grall, 1 Mar 2005, SANT-Algae 19590
Ireland: Galway Bay: Carraroe	On maerl, c. 3 m deep	C. Maggs, 27 Jun 1980, GALW
Ireland: Galway Bay: Carraroe	On maerl, c. 3 m deep	C. Maggs, 27 Aug 1980, GALW
Ireland: Galway Bay: Finavarra (south shore of bay)	On maerl, c. 10 m deep	C. Maggs, 1 Jul 1980, GALW
Spain: A Coruña: Ría de Arousa: A Pobra do Caramiñal: Isla Ratas	On maerl, 8 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 28 Apr 2004, SANT-Algae 19571
Spain: A Coruña: Ría de Arousa: Riveira: Sur de Aguiño	On maerl, 1 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 22 Nov 2005, SANT-Algae 19580
Spain: A Coruña: Ría de Muros y Noia: Ensenada Bornalle	On maerl, 9 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 1 Jun 2006, SANT-Algae 19584
Spain: Asturias: Serantes: Playa del Sarello	On sand covered <i>Lithophyllum</i> , low intertidal	P. Díaz & I. Bárbara, 2 Jun 2006, SANT-Algae 17817
Spain: Pontevedra: Ría de Pontevedra: Bueu: Playa de la Tulla	On maerl, 10 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 18 Feb 2005, SANT-Algae 19582
Spain: Pontevedra: Ría de Pontevedra: Marín: NW Isla de Tambo	On maerl, 6 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 10 May 2005, SANT-Algae 19583
Spain: Pontevedra: Ría de Vigo: Cangas: Ensenada Limens	On maerl, 15 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 7 Jun 2006, SANT-Algae 19587
Spain: Pontevedra: Ría de Vigo: Cangas: Oeste Con de Pego	On maerl, 4 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 10 Dec 2005, SANT-Algae 17049
Spain: Pontevedra: Ría de Vigo: Cangas: Oeste Con de Pego	On maerl, 4 m deep	V. Peña & I. Bárbara, 14 Mar 2006, SANT-Algae 19586
UK: Wales: Pembrokeshire: Milford Haven	On maerl and pebbles, subtidal	C. Maggs, summer 2006, L 0793569

a concatenated alignment of SSU and partial LSU rDNA sequences from 21 representatives of the LA clade, including the putative new *Cladophora* species, *C. pygmaea* and *C. echinus*. This dataset will further be referred to as the SSU-LSU alignment. An incongruence length difference test (Farris *et al.*, 1995), implemented in PAUP, indicated that the SSU and LSU data were not significantly heterogeneous ($p=0.99$), justifying a combined data approach. Sequences were aligned using ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) with default settings implemented in BioEdit (Hall, 1999), and inspected visually.

The three datasets were analysed with maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI). ML analyses were performed with PhyML v2.4.4 (Guindon & Gascuel, 2003). BI was performed using MrBayes v3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). The LSU dataset was analysed under a Jukes-Cantor model, following Leliaert *et al.* (2003). The SSU and SSU-LSU alignment were analysed under a general time-reversible model with a proportion of invariable sites and gamma distribution split into four categories (GTR+I+G), as determined by the Akaike Information Criterion in PAUP/Modeltest 3.6 (Swofford, 2002; Posada & Crandall, 1998). BI analyses consisted of two parallel runs of each four incrementally heated chains, and 3 million generations with sampling every 1000 generations. A burn-in sample of 1000 trees was removed before constructing the majority rule consensus tree. For the ML trees, the reliability of each internal branch was evaluated based on 1000 bootstrap replicates.

Phylogenetic analyses were conducted on datasets with or without outgroup taxa. The root position of the LA clade was determined by using one of four different

outgroups (*C. aokii*, *C. coelothrix*, *C. rupestris* or *C. vagabunda*) or the four combined. Additionally, the root placement was determined under a relaxed molecular clock (where the root of the tree is placed along its oldest branch, at exactly the same distance from each terminal taxon) with an uncorrelated log-normal model in BEAST v1.4.6 (Drummond & Rambaut, 2007).

The ITS sequences of *C. pygmaea* and the putative new species were used to check for conspecificity and assess sequence divergence. Uncorrected pairwise distances (p-distance) were calculated in PAUP.

Character evolution was traced along the LA-ML tree using parsimony reconstruction in Mesquite v1.11 (Maddison & Maddison, 2006).

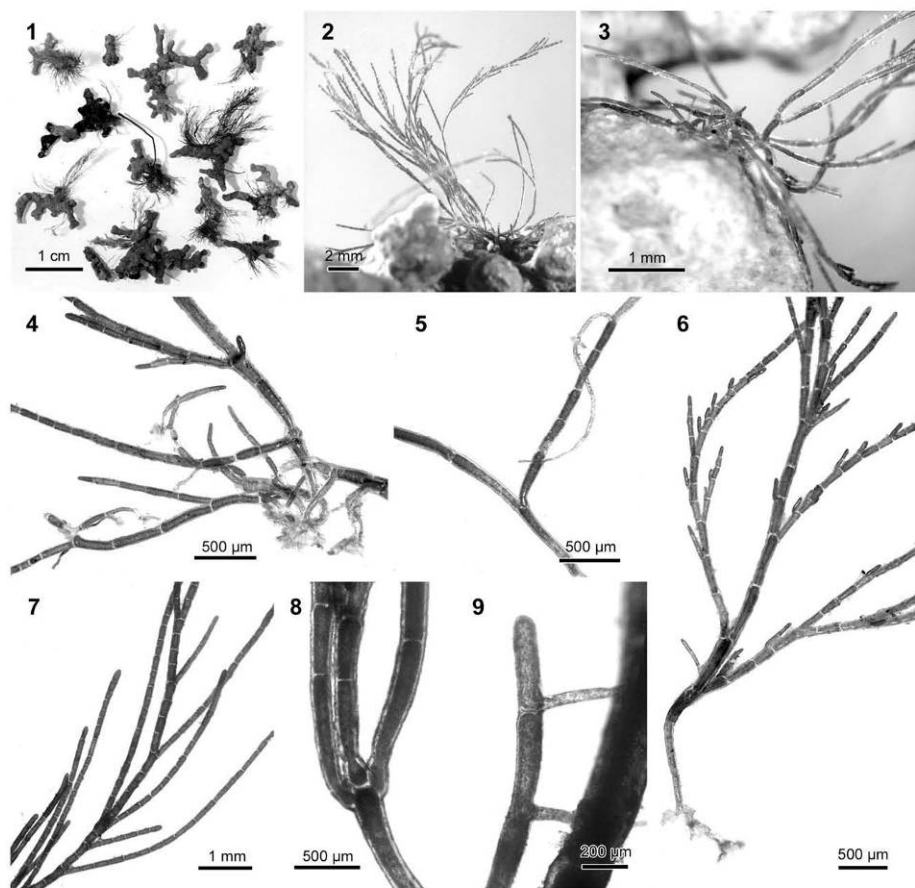
Results

Morphology

Plants form medium to dark green, stiff tufts up to 1 (rarely 2) cm high (Figs 1, 2, 10, 15, and Fig. S1, available online at: http://www.informaworld.com/mpp/uploads/leliaert_et_al_supplementary-material.pdf) and are composed of irregularly branched, uniseriate filaments. Thalli are attached to rhodoliths at a single point by branched rhizoids developing from a basal cell (Fig. 6), or at multiple points by tightly clumped rhizoids produced by stolonoid cells (Figs 3, 4). In addition, the plants can attach by rhizoids developing from the proximal pole of cells in any part of the thallus, including apical cells (Figs 5, 9, 11). The plants thus consist of both erect and creeping parts. Growth of the thallus is accomplished by apical and intercalary cell

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

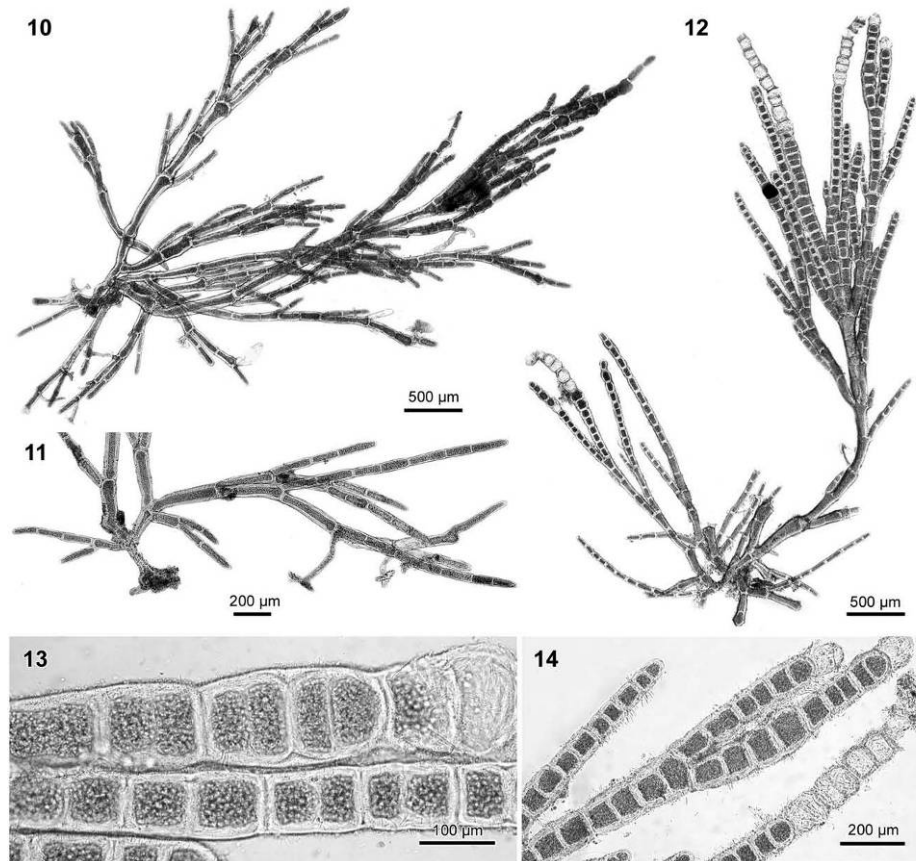
159



Figs 1–9. Holotype of *Cladophora rhodolithicola* from a subtidal maerl bed in Milford Haven, Wales (F. Bunker, 6 Nov 2007, GENT). Fig. 1. Habit of thalli growing on rhodoliths. Figs 2–3. Creeping stolonoid filaments giving rise to erect branches. Fig. 4. Detail of stolonoid filaments with rhizoids produced from the base of the cells. Fig. 5. Unbranched, aseptate rhizoid produced from the proximal pole of an intercalary cell. Fig. 6. Thallus composed of irregularly organized branch systems; rhizoids produced at the basal pole of the basal cell. Fig. 7. Irregularly organized branch systems. Fig. 8. Cells near the base with distinct bulges at the proximal poles. Fig. 9. Unbranched, aseptate rhizoids produced from the proximal poles of an intercalary and apical cell.

divisions, followed by cell elongation. New cells produce lateral branches at their apical poles, resulting in rows of branches, younger ones intercalated between older ones (Figs 6, 7, 15, 16). Older cells may produce a second, third and sometimes fourth or fifth branch (Figs 6, 18). Some filaments undergo successive intercalary cell division with delayed branch formation, resulting in unbranched portions of filaments of up to 20 cells (Fig. 7). Young branches are inserted at the apical cell pole by an oblique wall cutting it off from the parent cell; the position of the wall becoming nearly horizontal in older branches, resulting in pseudodi-, tri- or

poly-chotomously branching main axes (Figs 6, 12, 17, 18). Angle of ramification is very variable, generally 5–40°, sometimes 90° or more in basal branches. Apical cells are cylindrical to slightly tapering with rounded tips (Fig. 19), 37–65 µm in diameter (average 45 µm), up to 175 (–200) µm long, 1–4 times as long as broad. Cells of the terminal branch systems are generally cylindrical, sometimes slightly clavate or barrel-shaped, 50–95 µm in diameter (average 75 µm), up to 350 µm long, length/width ratio highly variable, 2–5 in regions with few cell divisions, 0.5–1.5 in filaments with numerous intercalary divisions. Basal cells are



Figs 10–14. *Cladophora rhodolithicola* from subtidal maërl beds of Galway Bay, Ireland (Figs 10–11: Finavarra, C. Maggs, 1 Jul 1980, GALW; Figs 12–14: Carraroe, C. Maggs, 27 Aug 1980, GALW) C. Maggs, Jun–Aug 1980, GALW). Fig. 10. Creeping filaments giving rise to erect branches. Fig. 11. Creeping filaments with intercalary rhizoids. Fig. 12. Reproductive plant with terminal chains of swollen cells, which become zoidangia. Fig. 13. Intercalary cell divisions prior to zoidangia formation. Fig. 14. Detail of zoidangia.

cylindrical to club-shaped, often with a distinct basal bulge (Figs 4, 8), sometimes curved, 110–160 (–210) μm in diameter, up to 1100 μm long, 3.5–8 times as long as broad. Cell walls are relatively thick and striate, 4–8 μm thick in the apical cells, 20–40 μm thick in the basal cells. Chloroplasts are polygonal or round, 8–12 μm in diameter, with a relatively large pyrenoid, c. 6 μm in diameter, forming a more or less closed parietal layer (Fig. 20). Cells lack crystalline cell inclusions. In reproductive plants, the terminal filaments undergo numerous intercalary cell divisions (Fig. 13) resulting in long chains of swollen, barrel-shaped cells, which become zoidangia (90–140 μm in diameter, 1–1.2 times as long as broad),

each releasing its zoids through a single lateral pore halfway along the cell (Figs 12, 14).

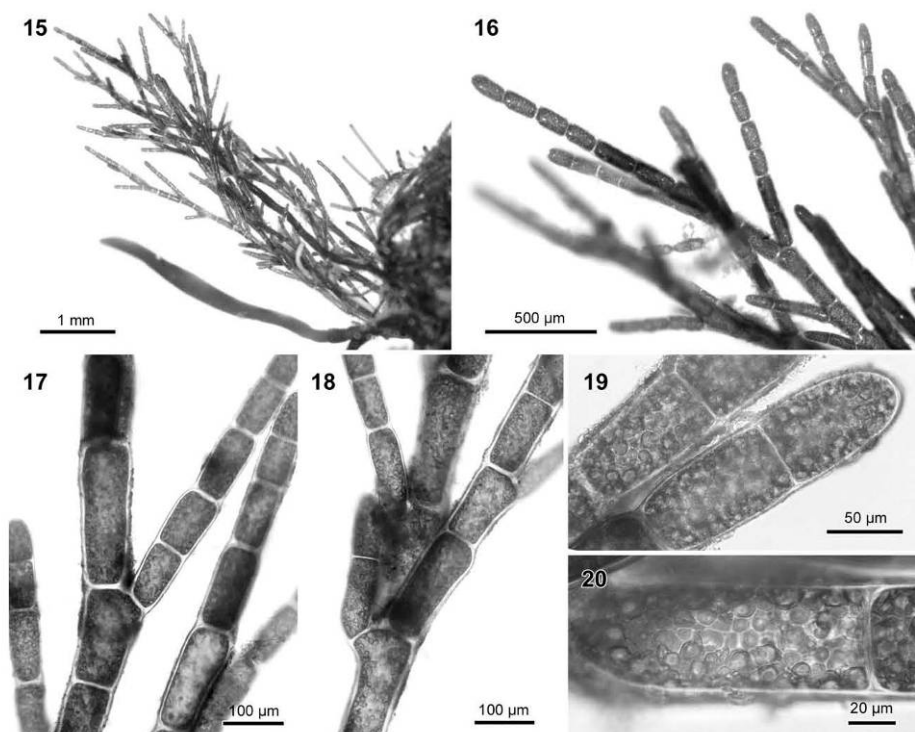
Plants were cultured for 5 months. Within this period only limited growth was observed: filaments increased c. 3–7 mm in length. Cell divisions were mainly intercalary, resulting in long, unbranched filaments of 25 cells or more. In some plants the cells of these filaments became distinctly barrel-shaped but did not form zoidangia.

Habitat, seasonality and geographical distribution

Plants have been found as epiphytes on rhodoliths from maërl beds in the British Isles (Wales and Ireland), France (Brittany) and Spain (Galicia).

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

161



Figs 15–20. *Cladophora rhodolithicola* from a subtidal maerl bed of Ría de Vigo, Spain (V. Peña & I. Bárbara, 12 Sep 2007, GENT). Fig. 15. Thallus composed of irregularly organized branch systems. Fig. 16. Terminal filaments composed of sub-cylindrical cells. Figs 17, 18. Details of branches; young branches inserted at the apical cell pole by an oblique wall cutting it off from the parent cell, the position of the wall becoming nearly horizontal in older branches, resulting in pseudodichotomies or polychotomies. Fig. 19. Cylindrical apical cell with rounded tip. Fig. 20. Polygonal chloroplasts forming a closed parietal layer.

The geographical distribution is possibly much wider given that the species has likely been confused with *C. rupestris*, which it vaguely resembles. The Galician specimens were recorded throughout the year in different subtidal maerl beds at 1–15 m depth. In Asturias (Spain) a specimen was found in the low intertidal on a single occasion, growing on sand-covered crustose coralline red algae. Specimens from Brittany were collected from a maerl bed at 4–15 m depth in March 2005. The plants from Wales were growing in shallow subtidal maerl beds (c. 4 m depth) on *Phymatolithon calcareum* (Pallas) W.H. Adey & D.L. McKibbin and *Lithothamnion corallioides* (P.L. Crouan & H.M. Crouan, 1867) P.L. Crouan & H.M. Crouan. During a study of an impacted maerl bed in Milford Haven it has been observed that *C. rhodolithicola* grew on both live and dead rhodoliths and occasionally on adjacent shell fragments (Bunker, unpublished data). A single

specimen was also found, together with *C. pygmaea*, on a small pebble that was lying amongst the rhodoliths. Observations made at two maerl bed sites in Galway Bay (Ireland) in 1981–1982 (Finavarra, c. 10 m depth and Carraroe, c. 3 m depth) showed that this species (reported as '*Cladophora rupestris*') grew throughout the year and only reproduced in September (Maggs, 1983).

Molecular phylogeny and ancestral state reconstruction

The LSU alignment of 46 sequences was 626 sites in total, including 259 phylogenetic informative characters. The phylogenetic tree obtained from the ML analysis is shown in Fig. 21. Two main clades (Cladophorales and Siphonocladales clade) were recovered with high support. The new species, *Cladophora rhodolithicola*, is most closely related to *C. pygmaea*, a minute species collected in the

subtidal on small stones. Both species fall within a clade of *Cladophora* species that are characterized by coarse thalli with strict acropetal growth, traditionally placed in the *Cladophora* section *Longi-articulatae*. Two other anomalous taxa within this LA clade are the cushion-forming species *C. herpestica* (Montagne) Kützinger (with reduced branching, formerly placed in *Cladophoropsis*) and *C. echinus* (with irregular growth, previously allied with the section or genus *Aegagropila*). The identity of two other cladophoralean plants that were collected on rhodoliths in Wales, *C. laetevirens* and *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützinger, was confirmed by our molecular data. A second dataset of 32 SSU rDNA sequences was analysed to determine the phylogenetic position of *C. battersii*. This alignment was 1681 sites in total, 252 of which were phylogenetic informative. The ML tree is shown in Fig. S2, available online at: http://www.informaworld.com/mpp/uploads/leliaert_et_al_supplementary-material.pdf.

Cladophora battersii was recovered in the LA clade, but the exact position within this clade could not be determined with confidence.

The SSU-LSU alignment of 21 representatives of the LA clade was 2251 sites in total (SSU: 1661, LSU: 590 positions), including 206 phylogenetic informative characters (SSU: 87 and LSU: 119). Phylogenetic trees constructed with ML and BI methods gave nearly identical topologies. Inclusion of the outgroup sequences in the phylogenetic analyses did not affect in-group topology but in-group only analyses were better resolved. Three of the four outgroups (*C. vagabunda*, *C. aokii* and *C. coelothrix*) and the four outgroups combined rooted the tree on the branch separating *C. rhodolithicola*, *C. pygmaea*, *C. mirabilis* and *C. dotyana* from the rest of the clade. This root placement was also obtained with molecular clock rooting. On the other hand, outgroup rooting with *C. rupestris* placed the root on the branch towards *C. pygmaea*, resulting in

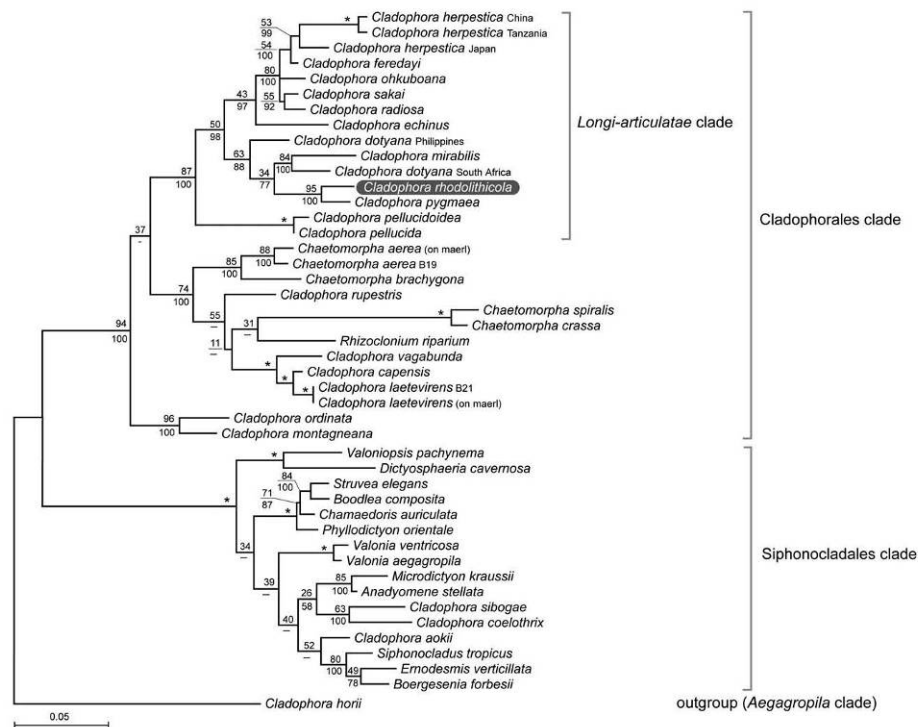


Fig. 21. Maximum likelihood (ML) tree of the Cladophorales/Siphonocladales inferred from large subunit rDNA sequences, showing the phylogenetic position of *Cladophora rhodolithicola*. ML bootstrap values and Bayesian inference (BI) posterior probabilities are indicated above and below branches, respectively. The nodes that received full support in both BI and ML analyses are denoted by asterisks.

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

163

a highly asymmetrical tree with low overall branch support. The phylogram obtained from the ML analysis of ingroup sequences, rooted manually along the branch as determined by the first set of outgroups and molecular clock rooting is shown in Fig. 22. The sequences of *C. rhodolithicola*, which were nearly identical, grouped in a single clade, preceded by a relatively long, well supported branch. The close relationship of *C. rhodolithicola* and *C. pygmaea* is strongly supported. Uncorrected pairwise distances between the two

species ranged between 0.02 and 0.03, corresponding with 17 fixed base pair differences in the LSU and four differences in the SSU. *Cladophora echinus* is placed on a relatively long branch, sister to a clade containing *C. pellucida* and *C. pellucidoidea*. The specimens of *C. herpestica* fall within a clade of closely related taxa (*C. feredayi* Harvey, *C. ohkuboana* Holmes, *C. radiosa* (Suhr) Kützinger and *C. sakaii* Abbott).

The rDNA ITS1-5.8S-ITS2 sequences of *C. rhodolithicola* were 782 bases long (ITS1: 410 bases, 5.8S: 157 bases, ITS2: 215 bases). The sequences from Wales and Spain differed from each other in three positions, two of which were situated in the ITS1 region and one in the 5.8S rDNA. Close examination of the electropherograms at these variable positions showed distinct underlying peaks matching the corresponding base of the other sequence, suggesting that the observed differences from direct cycle sequencing might be attributable to intra-genomic variation. The rDNA ITS1-5.8S-ITS2 sequence of *C. pygmaea* was 725 bases long (ITS1: 350 bases, 5.8S bases: 157, ITS2: 218 bases) and differed from the sequences of *C. rhodolithicola* in 206 positions, corresponding with an uncorrected pairwise distance of 0.29. Of the base-pair differences, 121 were situated in the ITS1 region (p-distance of 0.35), 83 in the ITS2 region (p-distance 0.40), and two in the 5.8S.

The evolution of three morphological characters was traced along the LA phylogeny via parsimony reconstruction (Fig. 23). Two types of thallus organisation were distinguished in the LA clade. Most taxa showed a strict acropetal organisation, where growth of the thallus is by division of the apical cells and subsequent elongation and enlargement of the cells. These cells produce branches, which gradually increase in age and length from the apex towards the base. Irregular thallus organization, caused by

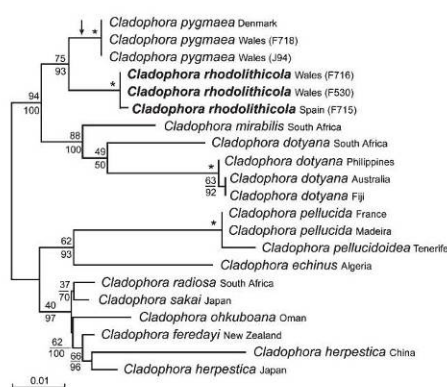


Fig. 22. Maximum likelihood (ML) tree of the *Longi-articulatae* clade inferred from a concatenated dataset of small subunit and large subunit rDNA ingroup sequences, rooted along the branch as determined by outgroup rooting (see text) and molecular clock rooting. Arrow indicates alternative root placement when *Cladophora rupestris* is used as outgroup. ML bootstrap values and Bayesian inference (BI) posterior probabilities are indicated above and below branches, respectively. The nodes that received full support in both BI and ML analyses are denoted by asterisks.

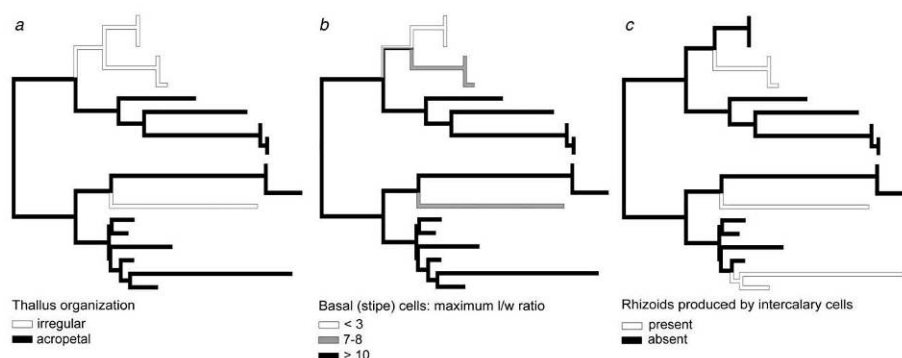


Fig. 23. Ancestral state reconstruction along the *Longi-articulatae* phylogram (see Fig. 17).

intercalary cell divisions, was only found in *C. echinus*, *C. pygmaea*, *C. rhodolithicola*. Ancestral state reconstruction showed that acropetal growth is plesiomorphic in the LA clade and that irregular growth evolved independently on two occasions (Fig. 23a). Many species of the LA-clade are characterized by long and conspicuous basal cells (that are distinctly larger than the apical cells), a character state that emerges as ancestral in the LA clade, and which has been gradually lost twice, once in the clade of *C. rhodolithicola* and *C. pygmaea* and once in *C. echinus* (Fig. 23b). Intercalary and/or apical rhizoids appear to have evolved independently three times, in *C. rhodolithicola*, *C. echinus* and *C. herpestica* (Fig. 23c).

Discussion

The taxonomy of the genus *Cladophora* worldwide is problematic, but European representatives have been relatively well documented (Söderström, 1963; van den Hoek, 1963; Noailles, 1995; Leliaert & Boedeker, 2007). Currently, about 18 marine morphospecies are recognised along the Atlantic coasts of Europe. Morphologically, our rhodolith epiphyte does not correspond with any previously described species of the European flora. Furthermore, a literature survey of *Cladophora* species worldwide yielded no matches. The inability to match our plants with a described taxon is confirmed by molecular data. Our phylogenetic analyses show that the maerl epiphytes from Wales and Spain group in a single clade, clearly separated from its sister species, *C. pygmaea*, by a long well supported branch, suggestive of a single phylogenetic species. The conspecificity of the plants from Wales and Spain is implied based on near identical ITS sequences. We therefore propose formal recognition of a new species of *Cladophora*.

Cladophora rhodolithicola Leliaert sp. nov

DIAGNOSIS: *Thallus atroviridis, usque ad 2 cm altus, erectus vel repens, filamentibus irregulariter ramificatis consistens, rhizoidibus ex cellulis basalibus orientibus, vel rhizoidibus ex basibus cellularum in partibus omnibus thalli (cellulis apicalibus quoque) orientibus ad substratum affixis. Thalli augmentum apicalium atque intercalarium cellularum divisione. Cellulae unum, duos vel usque ad quinque ramos generantes; filamenta nonnulli (usque ad 25 cellulas longi) non ramificati. Cellulae apicales cylindricae vel paulo conicae, nonnumquam doliiformes, 40–65 (–80) μm latae, usque ad 175 (–200) μm longae. Cellulae basales cylindricae vel paulo clavatae, saepe protuberantiam basalem ostendentes, nonnumquam arcuatae, 110–160 (–210) μm latae,*

usque ad 1100 μm longae. Cellularum parietes crassae et striatae, 5 μm circiter crassae in cellulis apicalibus, 25–40 μm crassae in basalibus cellulis. Chloroplasti stratum parietalem paene continuum formantes. Thalli epiphytici super rhodolithos in zona sublitorale. GenBank numeri holotypi: FM205053 (SSU rDNA), FM205044 (LSU rDNA), FM205055 (rDNA ITS1–5.8S–ITS2).

Plants dark green, up to 2 cm high, erect or creeping, composed of irregularly branched filaments, attached to the substratum by rhizoids that develop from basal cells, or by rhizoids arising from the basal parts of cells in any part of the thallus (including the apical cells). Growth of the thallus by apical and intercalary cell divisions. Cells producing one, two, or up to five branches; some unbranched filaments (up to 25 cells long). Apical cells cylindrical to slightly tapering with obtuse tips, sometimes barrel shaped, 40–65 (–80) μm wide, up to 175 (–200) μm long. Basal cells cylindrical to slightly clavate, often with a distinct basal bulge, sometimes curved, 110–160 (–210) μm wide, up to 1100 μm long. Zoids produced in long terminal chains of barrel-shaped zooidangia. Cell walls thick and striate, c. 5 μm thick in the apical cells, 25–40 μm thick in the basal cells. Chloroplasts forming an almost uninterrupted parietal layer. Thalli epiphytic on rhodoliths in the subtidal region. Genbank numbers of holotype: FM205053 (SSU rDNA), FM205044 (LSU rDNA), FM205055 (rDNA ITS1–5.8S–ITS2).

HOLOTYPE: Collected as an epiphyte on rhodoliths from Milford Haven, Pembrokeshire, Wales, British Isles, by Francis Bunker, 6 November 2007, subtidal (–4 m). Formalin preserved specimen deposited in the Herbarium of Ghent University, Belgium (GENT). Culture maintained in the Phycology Research Group, Ghent University, Belgium.

ISOTYPE: Natural History Museum, London, UK (BM).

ETYMOLOGY: The specific epithet refers to the biotic substratum (rhodoliths) on which the species typically grows.

Despite the simple thallus architecture of *Cladophora* representatives, 12 architectural types have been distinguished, representing the sections of *Cladophora* as conceived by van den Hoek (1963, 1982). Molecular phylogenetic studies have shown that most of these morphological sections are untenable (Bakker *et al.*, 1994; Hanyuda *et al.*, 2002; Leliaert *et al.*, 2003, 2007a). One notable exception is the *Cladophora* section *Longi-articulatae* (*sensu* van den Hoek & Chihara, 2000), which forms a morphologically well-defined clade, except that *C. herpestica*, a species with reduced branch formation that was previously placed in

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

165

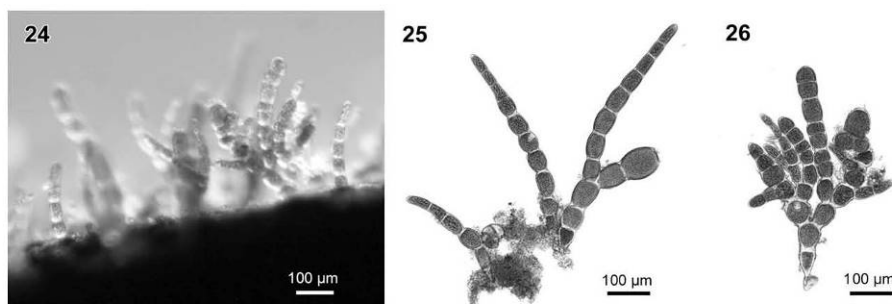
Cladophoropsis, also belongs to this clade (Hanyuda *et al.*, 2002; Leliaert *et al.*, 2003; Leliaert & Coppejans, 2006). Species in this section are characterized by large, coarse plants (some, like *C. mirabilis*, grow up to 1 m long) composed of acropetally organized branch systems. Growth is almost exclusively by division of conspicuous apical cells, followed by considerable cell elongation and enlargement, resulting in long and conspicuous basal cells; plants are attached by branched rhizoids developing from a basal stipe cell. The members of this clade not only differ morphologically from the rest of the Cladophorales but there is also a pronounced tendency to occupy subtidal habitats, where they experience less fluctuation in environmental conditions, possibly resulting in low intraspecific morphological variability as compared to some intertidal *Cladophora* species.

The position of *C. rhodolithicola* in the LA clade is unexpected from a morphological point of view. Unlike other members of the clade, *C. rhodolithicola* forms small thalli (about 1 cm high) that mainly grow by intercalary cell divisions, resulting in irregular branch systems. Attachment in the new species is by branched rhizoids sprouting from basal, often stolonoid cells and by unbranched, aseptate rhizoids developing from the proximal pole of intercalary and apical cells, a character shared with *C. herpestica* and *C. echinus*, two other anomalous species of the LA clade. Species of the section LA generally attach at a single point by rhizoids developing from the basal pole of a large stipe cell. It should be noted that some species, including *C. blomquistii* van den Hoek (1982), *C. sakaii* and *C. minisakaii* van den Hoek & Chihara (2000), and *C. feredayoides* Kraft & A. Millar (Kraft, 2000) also occasionally form rhizoids at the basal pole of cells, but these are always situated in the basal region of the thallus. It should be noted that many other taxa, from different clades of the Cladophorales/Siphonocladales, produce similar intercalary

rhizoids (Leliaert *et al.*, 2003, 2007a). Despite these differences, *C. rhodolithicola* shares a number of morphological features with other LA representatives: thick cell walls, resulting in stiff thalli; chloroplasts forming a more or less closed parietal layer, giving the plants a dark green colour; coarse and club-shaped basal cells. The distinct basal bulges of the basal cells are shared by *C. dotyana* (Leliaert & Coppejans, 2003).

Cladophora pygmaea is here revealed as the sister species of *C. rhodolithicola*. The former species is only known from scattered localities in north-western Europe and north America, and forms minute thalli, barely visible to the naked eye (Figs 24–26) (Waern, 1940; Söderström, 1963; van den Hoek, 1963, 1982; Wilce, 1970; Irvine *et al.*, 1975; Maggs & Guiry, 1981; Maggs, 1983; Leliaert & Boedeker, 2007). Like *Cladophora rhodolithicola*, *C. pygmaea* grows in maërl beds at depths of 2–30 m or more, but it is also commonly found attached to small stones, pieces of shell and in crevices in the sublittoral. Based on morphological characters the systematic position of *C. pygmaea* was uncertain. Its special nature was recognised by Reinke (1889) and van den Hoek (1963) who placed it in a separate subgenus or section *Chamaethamnion*, based on the diminutive size of the thallus, the special mode of attachment by a discoid holdfast (Fig. 26), and the typical reproductive cells (Fig. 27). *Cladophora rhodolithicola* and *C. pygmaea* share a number of morphological features, including intercalary growth, apically inserted branches and the formation of terminal chains of barrel-shaped zooidangia, each opening by a pore halfway along the cell (Jönsson & Chesnoy, 1991; van den Hoek, 1963; Maggs & Guiry, 1981).

Cladophora echinus is here revealed as another unusual member of the LA clade. This southern European species has been reported from calcified habitats in the Mediterranean Sea, growing on the



Figs 24–26. *Cladophora pygmaea* from Milford Haven, Wales (F. Bunker, 6 Nov 2007, F718, GENT). Fig. 24. Habit of thalli growing on a small stone. Figs 25, 26. Thalli with irregular branch-systems and a basal, discoid holdfast.

coralline alga *Lithothamnion* (Zederbauer, 1902) or on *Serpula*-tubes (Friedmann, 1955). The thalli are cushion-like when attached, but can also form unattached spherical balls ('aegagropilas'). Branch systems are irregularly organized with frequent intercalary cell divisions (Fig. 28). As in *C. rhodolithicola*, rhizoids are frequently produced

from the proximal pole of intercalary cells, but in *C. echinus* rhizoids also develop from the distal pole of apical cells (Figs 29, 30). *Cladophora echinus* is morphologically very similar to the fresh-water, ball-forming *Aegagropila linnaei* Kützting, commonly known as Marimo. Both species, together with the marine species *C. aegagropiloidea* van den Hoek & Womersley, *C. catenata* (Linnaeus) Kützting and *C. corallicola* Børgesen were placed in the *Cladophora* section *Aegagropila* by van den Hoek (1963) and were believed to be related to *Basycladia* and *Wittrockiella* (van den Hoek, 1984). Molecular phylogenetic studies have confirmed the close relationship of *A. linnaei* to *Wittrockiella* and *Basycladia*, which form a distinct lineage, sister to the Cladophorales and Siphonocladales clades (Hanyuda et al., 2002). On the other hand, *C. catenata* was found to be closely related to *Anadyomene* and *Microdictyon* in the Siphonocladales clade (Leliaert et al., 2007a). No molecular data are yet available for *C. corallicola*, a rare Caribbean species growing in deep waters on dead corals and shells (Børgesen, 1913; van den Hoek, 1982), and *C. aegagropiloidea*, which is only known from its type from Kangaroo Island, South Australia.

The position of *C. battersii* in the LA clade is also surprising from a morphological perspective.

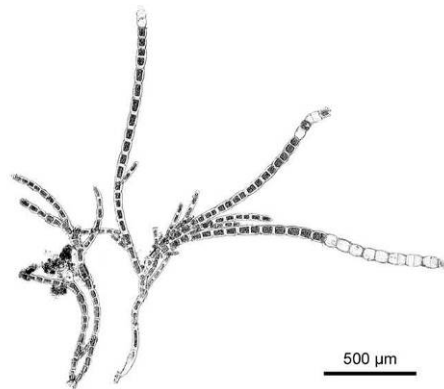
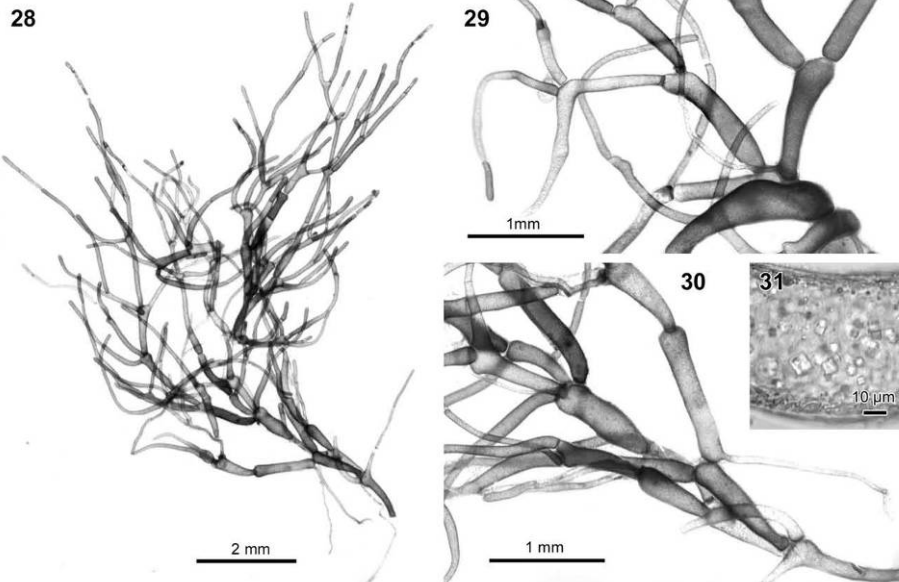


Fig. 27. *Cladophora pygmaea* from Carraroe, Galway Bay, Ireland (C. Maggs, 26 Feb 1980, GALW). Fertile thallus with terminal chains of barrel-shaped zoidangia.



Figs 28–31. Culture of *Cladophora echinus* from Algiers, Algeria (R. Delepine, summer 1960, no. 60/55, UTEX LB 1480). Figs 28–30. Thalli composed of entangling, irregularly branched filaments. Unbranched, aseptate rhizoids produced at the proximal pole of intercalary cells and at the apex of terminal cells. Fig. 31. Cubical crystalline cell inclusions.

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

167

This rare European species grows unattached in quiet bays and lagoons, or hooked around *Zostera* rhizomes, where it forms aegagropiloid aggregates composed of irregularly organized branch systems (van den Hoek, 1963; Leliaert & Boedeker, 2007). The systematic position of the species has been uncertain. Hamel (1929) allied it with *C. liebetruthii* Grunow (*Cladophora* section *Boodleoides*) because of its spongy, ball-forming morphology, while Crouan & Crouan (1867) and van den Hoek (1963) considered it to be related to *C. albida* (section *Glomeratae*) based on its irregular growth and lack of intercalary rhizoids.

The fact that five 'morphological strangers' (*C. battersii*, *C. echinus*, *C. herpestica*, *C. pygmaea* and *C. rhodolithicola*) are found in the *Cladophora* section *Longi-articulatae* means that this, formerly well defined taxonomic entity, cannot be retained. This reinforces the notion that a revised classification of the Cladophorales/Siphonocladales, based primarily on molecular data is inevitable, because several morphological characters traditionally employed to circumscribe the orders, families, genera and sections have evolved independently on many occasions (Bakker *et al.*, 1994; Hanyuda *et al.*, 2002; Leliaert *et al.*, 2003, 2007a). Parallel or convergent evolution of various morphological characters is also seen within the section *Longi-articulatae*. Ancestral character state reconstruction revealed that the ancestor of the LA clade probably had a strict acropetal thallus organization with conspicuous basal cells, and lacked intercalary rhizoids. The aberrant morphologies of *C. rhodolithicola*, *C. pygmaea*, *C. echinus* and *C. herpestica* appear to have been derived independently from this ancestral morphology.

Rhodolith beds provide habitat for a high diversity and abundance of marine species (Foster, 2001). Surveys in the British Isles have found over 400 species of associated animals (Scott & Moore, 1996) and around 180 species of macroalgae (Farnham & Jephson, 1977; Blunden *et al.*, 1981; Maggs, 1983; Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL Team, 1999; De Grave & Whittaker, 1999; De Grave *et al.*, 2000). Similar levels of seaweed diversity have been found in Brittany (Cabioch, 1969; Blunden *et al.*, 1977, 1981; Hily *et al.*, 1992; BIOMAERL Team, 1999) and in the Atlantic Spanish maerl beds where more than 230 species have been recorded (Miranda, 1934; Donze, 1968; Seoane-Camba & Campo-Sancho, 1968; Bárbara *et al.* 2004; Peña & Bárbara, 2006, 2008). Most of these seaweed species are not confined to rhodolith beds as their only habitat. Some of these species, like *Halymenia latifolia* P.L. Crouan & H.M. Crouan ex Kützinger and *Scinaia interrupta* (A.P. de Candolle) M.J. Wynne, might prefer calcareous habitats, which provide a suitable

substratum in which their shell-boring micro-thalli can grow (Maggs & Guiry, 1982). Other rhodolith epiphytes, such as *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützinger and *Atractophora hypnoides* P.L. Crouan & H.M. Crouan, may have a preference for mobile substrata because of the poor competitive ability of the crustose tetrasporophytic phase of their life cycle (Birkett *et al.*, 1998). The heteromorphic life history of some other species may also be a distinct advantage on mobile substrata because the boring or crustose phase can survive periods of physical or biological stress (Lubchenco & Cubitt, 1980; Maggs & Guiry, 1987; Bárbara *et al.*, 2004). Only a few seaweeds, such as *Gelidiella calcicola* Maggs & Guiry, *Gelidium maggsiae* Rico & Guiry and *Cruoria cruoriaeformis* (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Denizot have been found to be entirely restricted to maerl habitats (Maggs & Guiry, 1987, 1989; Maggs, 1990; Rico & Guiry, 1997). *Cladophora rhodolithicola* represents another species that has a high preference for maerl biotopes. The life cycle of sexually reproducing cladophoralean representatives is diplohaplontic and isomorphic (no micro-thalli occur), therefore eliminating the possibility that calcareous substrata are a prerequisite for completion of the life cycle in this species. It should be noted that some other cladophoralean species are restricted to calcareous substrata. These include the marine species *Cladophora conchophoria* Sakai, which is only found on the shells of the gastropod *Lunella coronata* (van den Hoek & Chihara, 2000), the freshwater species *Arnoldiella conchophila* V. Miller, which grows on shells of the bivalves *Anodonta* and *Unio* and on other calcareous substrata, such as dolomite and limestone (Downing, 1970), and the terrestrial species *Cladophorella calcicola* Fritsch, which is only found on limestone (Fritsch, 1944). Based on our culture observations, *C. rhodolithicola* is probably slow-growing in nature. The species may therefore prefer mobile substrata which allow it to escape intense competition for space and light that characterizes adjacent stable rocky substrata. Like many other rhodolith epiphytes (e.g. *Gelidiella calcicola* and *Gelidium maggsiae*), *C. rhodolithicola* forms creeping, stolonoid axes, attached at intervals by rhizoidal holdfasts. In *C. rhodolithicola*, cells of the erect filaments also frequently form rhizoids which can re-attach. This sprawling nature enables the thalli to grow around the rhodoliths, giving them a survival advantage on such mobile substrata. Jacquotte (1962) and Cabioch (1969) discussed the importance of various creeping species in stabilizing maerl beds by the formation of stolons and secondary attachments. Although not observed in nature, a stabilizing effect was also demonstrated in our

cultures of *C. rhodolithicola* where plants attached to adjacent rhodoliths by rhizoids produced from the apical parts of the filaments, thereby forming a network of *Cladophora* filaments and rhodoliths.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge Caroline Vlaeminck for generating the sequence data. We sincerely thank Ignacio Bárbara, Pilar Díaz Tapia, Jacques Grall, Christine Maggs, Ruth Nielsen, Diane and Mark Littler, Eric Coppejans, Tom Schils, Willem Prud'homme van Reine, Jeanine Olsen and Wytze Stam for collecting specimens or providing cultures. Michael Guiry is acknowledged for tracing and sending voucher specimens from Galway Bay. We thank Fabio Rindi for help with the Latin diagnosis, Christine Maggs, Ignacio Bárbara and Pilar Díaz Tapia for useful suggestions, and Yvonne Chamberlain for provisional identifications of the rhodoliths from Milford Haven. Phylogenetic analyses were performed by the KERMIT computing cluster (Ghent University) and the Computational Biology Service Unit (Cornell University and Microsoft Corporation). This research was funded by the Research Foundation Flanders (FWO) (grant 3G014205). Samples from Spain were collected in the framework of the projects PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER). FL and HV are indebted to the FWO for postdoctoral fellowship grants.

References

BAKKER, F.T., OLSEN, J.L. & STAM, W.T. (1995a). Evolution of nuclear rDNA ITS sequences in the *Cladophora albida*/sericea clade (Chlorophyta). *J. Mol. Evol.*, **40**: 640–651.

BAKKER, F.T., OLSEN, J.L. & STAM, W.T. (1995b). Global phylogeography in the cosmopolitan species *Cladophora vagabunda* (Chlorophyta) based on nuclear rDNA internal transcribed spacer sequences. *Eur. J. Phycol.*, **30**: 197–298.

BAKKER, F.T., OLSEN, J.L., STAM, W.T. & VAN DEN HOEK, C. (1994). The *Cladophora* complex (Chlorophyta): new views based on 18S rRNA gene sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, **3**: 365–382.

BÁRBARA, I., CREMADES, J. & VEIGA, A.J. (2004). Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the “Ría de Arousa” (Galicia, Spain). *Bot. Complutensis*, **28**: 27–37.

BIOMAERL Team (1999). *Final Report, BIOMAERL Project*. University Marine Biological Station Millport, UK.

BIOMAERL Team (2003). Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 565–576.

BIRKETT, D.A., MAGGS, C.A. & DRING, M.J. (1998). *Maerl (volume V). An overview of Dynamic and Sensitivity Characteristics for Conservation Management of Marine SACs*. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project), Argyll, UK.

BLUNDEN, G., FARNHAM, W.F., JEPHSON, N., BARWELL, C.J., FENN, R.H. & PLUNKETT, B.A. (1981). The composition of maërl beds of economic interest in Northern Brittany, Cornwall and Ireland. *Proc. Xth Int. Seaweed Symp.*, **xx**: 651–656.

BLUNDEN, G., FARNHAM, W.F., JEPHSON, N., FENN, R.H. & PLUNKETT, B.A. (1977). The composition of maërl from the Glenan Islands of Southern Brittany. *Bot. Mar.*, **20**: 121–125.

BORDEHORE, C., RAMOS-ESPLÁ, A.A. & RÍOSMENA-RODRIGUEZ, R. (2003). Comparative study of two maërl beds with different otter trawling history, SE Iberian Peninsula. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 543–554.

BØRGESSEN, F. (1913). The marine algae of the Danish West Indies. Part 1. Chlorophyceae. *Dansk Bot. Ark.*, **1**(4): 1–158.

BUNKER, F. & CAMPLIN, M.D. (2006). *A Study of the Milford Haven Maerl Bed in 2007 Using Drop Down Video and Diving*. MarineSeen, Pembroke, UK.

CABIOCH, J. (1969). Les fonds de maerl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cah. Biol. Mar.*, **10**: 139–161.

CROUAN, P.L. & CROUAN, H.M. (1867). *Floride du Finistère*. Friedrich Klincksieck, Paris, France.

DE GRAVE, S., FAZAKERLEY, H., KELLY, L., GUIRY, M.D., RYAN, M. & WALSH, J. (2000). A study of selected maërl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Mar. Resource Ser., Irel.*, **10**: 1–44.

DE GRAVE, S. & WHITAKER, A. (1999). A census of maërl beds in Irish waters. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **9**: 303–311.

DONZE, M. (1968). The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW Spain). *Blumea*, **16**: 159–192.

DOWNING, R.C. (1970). Shoreline algae of western Lake Erie. *Ohio J. Sci.*, **70**: 257–276.

DRUMMOND, A.J. & RAMBAUT, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol. Biol.*, **7**: 214.

FARNHAM, W.F. & JEPHSON, N.A. (1977). A survey of the maërl beds of Falmouth (Cornwall). *Br. Phycol. J.*, **12**: 119.

FARRIS, J.S., KÄLLERSJÖ, M., KLUGE, A.G. & BULT, C. (1995). Constructing a significance test for incongruence. *Syst. Biol.*, **44**: 570–572.

FOSTER, M.S. (2001). Rhodoliths: between rocks and soft places. *J. Phycol.*, **37**: 659–667.

FRIEDMANN, I. (1955). On *Cladophora kerkennae* Hamel and *C. echinus* (Bias.) Kütz. *Bull. Res. Council Israel, Sect. D, Bot.*, **5**: 59–64.

FRITSCH, F.E. (1944). *Cladophorella calcicola* nov. gen. et sp., a terrestrial member of the Cladophorales. *Ann. Bot., N.S.*, **8**(30/31): 157–171.

GRALL, J., LE LOCH, F., GUYONNET, B. & RIERA, P. (2006). Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{N}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **338**: 1–15.

GUINDON, S. & GASCUEL, O. (2003). A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.*, **52**: 696–704.

HALL, T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids Symp. Ser.*, **41**: 95–98.

HALL-SPENCER, J., WHITE, N., GILLESPIE, E., GILLHAM, K. & FOGGO, A. (2006). Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **326**: 1–9.

HAMEL, G. (1929). Quelques *Cladophora* des côtes françaises. *Rev. Algol.*, **4**: 43–76.

HANYUDA, T., WAKANA, I., ARAI, S., MIYAJI, K., WATANO, Y. & UEDA, K. (2002). Phylogenetic relationships within Cladophorales (Ulvophyceae, Chlorophyta) inferred from 18S rRNA gene sequences, with special reference to *Aegagropila linnaei*. *J. Phycol.*, **38**: 564–571.

HILY, C., POTIN, P. & FLOCH, J.-Y. (1992). Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **85**: 115–130.

IRVINE, D.E.G., GUIRY, M.D., TITTELY, I. & RUSSELL, G. (1975). New and interesting marine algae from the Shetland Islands. *Br. Phycol. J.*, **10**: 57–71.

Cladophora rhodolithicola sp. nov.

169

- JACQUOTTE, R. (1962). Etude des fonds des maërl de Méditerranée. *Recl. Trav. Stat. Mar. Endoume*, **26**: 141–235.
- JÖNSSON, S. & CHESNOY, L. (1991). Fluorescent microscopic observations on nuclei in *Cladophora pygmaea* (Cladophoraceae, Siphonocladales). *Crypt. Algal.*, **12**: 265–269.
- KAMENOS, N.A., MOORE, P.G. & HALL-SPENCER, J.M. (2003). Substratum heterogeneity of dredged vs. un-dredged maërl grounds. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **83**: 411–413.
- KRAFT, G.T. (2000). Marine and estuarine benthic green algae (Chlorophyta) of Lord Howe Island, South-western Pacific. *Aust. Syst. Bot.*, **13**: 509–648.
- LELIAERT, F. & BOEDEKER, C. (2007). Cladophorales. In *Green Seaweeds of Britain and Ireland* (BRODIE, J., MAGGS, C.A., and JOHN, D.M., editors), 131–183. British Phycological Society, London, UK.
- LELIAERT, F. & COPPEJANS, E. (2003). The marine species of *Cladophora* (Chlorophyta) from the South African East Coast. *Nova Hedwig.*, **76**: 45–82.
- LELIAERT, F. & COPPEJANS, E. (2006). A revision of *Cladophoropsis* Borgesen (Siphonocladales, Chlorophyta). *Phycologia*, **45**: 657–679.
- LELIAERT, F., DE CLERCK, O., VERBRUGGEN, H., BOEDEKER, C. & COPPEJANS, E. (2007a). Molecular phylogeny of the Siphonocladales (Chlorophyta: Cladophorophyceae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, **44**: 1237–1256.
- LELIAERT, F., MILLAR, A.J.K., VLAEMINCK, C. & COPPEJANS, E. (2007b). Systematics of the green macroalgal genus *Chamaedoris* Montagne (Siphonocladales), with an emended description of the genus *Struvea* Sonder. *Phycologia*, **46**: 709–725.
- LELIAERT, F., ROUSSEAU, F., DE REVIERS, B. & COPPEJANS, E. (2003). Phylogeny of the Cladophorophyceae (Chlorophyta) inferred from partial LSU rRNA gene sequences: is the recognition of a separate order Siphonocladales justified? *Eur. J. Phycol.*, **38**: 233–246.
- LUBCHENCO, J. & CUBIT, J. (1980). Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology*, **61**: 676–687.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. (2006). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 1.1.1. (Available at <http://mesquiteproject.org>).
- MAGGS, C.A. (1983). *A Phenological Study of Two Maërl Beds in Galway Bay, Ireland*. PhD thesis, National University of Ireland, Galway, Ireland.
- MAGGS, C.A. (1990). Distribution and evolution of non-coraline crustose red algae in the North Atlantic. In *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic* (GARBARY, D.J. and SOUTH, G.R., editors), 241–264. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany.
- MAGGS, C.A. & GUIRY, M.D. (1981). Le *Cladophora pygmaea* Reinke, espèce nouvelle pour les côtes de France. *Trav. Stat. Biol. Roscoff N.S.*, **27**: 11–13.
- MAGGS, C.A. & GUIRY, M.D. (1982). Notes on Irish marine algae – 5. Preliminary observations on deep water vegetation off West Donegal. *Ir. Nat. J.*, **20**: 357–361.
- MAGGS, C.A. & GUIRY, M.D. (1987). Environmental control of macroalgal phenology. In *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats* (CRAWFORD, R.M.M., editor), 359–373. British Ecological Society Special Symposium, Blackwell, Oxford, UK.
- MAGGS, C.A. & GUIRY, M.D. (1989). A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae. *Br. Phycol. J.*, **24**: 253–269.
- MANNINO, A.M., CASTRIOTA, L., BELTRANO, A.M. & SUNSERI, G. (2002). The epiflora of a rhodolith bed from the Island of Ustica (Southern Tyrrhenian Sea). *Flora Medit.*, **12**: 11–28.
- MIRANDA, F. (1934). Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Biol.*, **34**: 165–180.
- NOAILLES, M.C. (1995). Les espèces de *Cladophora* (Chlorophyta) les plus communes des côtes Nord-Finistère, région de Roscoff en particulier (France). *Cah. Biol. Mar.*, **36**: 81–121.
- PEÑA, V. & BARBARA, I. (2006). Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *N.A.C.C. Biol.*, **15**: 7–25.
- PEÑA, V. & BARBARA, I. (2008). Maërl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **18**: 339–366.
- POSADA, D. & CRANDALL, K.A. (1998). MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, **14**: 817–818.
- REINKE, J. (1889). Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Antheils. Eine systematisch-pflanzengeographische Studie. *Ber. Komm. Wiss. Unters. Dt. Meere Kiel*, **6**: 1–101.
- RICO, J.M. & GUIRY, M.D. (1997). Life history and reproduction of *Gelidium maggsiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gelidiales) from Ireland. *Eur. J. Phycol.*, **32**: 267–277.
- RONQUIST, F. & HUELSENBECK, J.P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**: 1572–1574.
- SCOTT, R. & MOORE, P.G. (1996). *The Status and Distribution of Maërl in Scotland with Regard to the EC Habitats Directive. A Desk Study Prepared for Scottish Natural Heritage*. University Marine Biological Station, Millport, UK.
- SEOANE CAMBA, J. & CAMPO SANCHO, J. (1968). Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publ. Tec. Junta Estud. Pesca*, **7**: 333–344.
- SÖDERSTRÖM, J. (1963). Studies in *Cladophora*. *Bot. Gothoburgensia*, **1**: 1–147.
- STELLER, D.L., RIOSMENA-RODRIGUEZ, R., FOSTER, M.S. & ROBERTS, C.A. (2003). Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: S5–S20.
- SWOFFORD, D.L. (2002). *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- THOMPSON, J.D., HIGGINS, D.G. & GIBSON, T.J. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl. Acids Res.*, **22**: 4673–4680.
- VAN DEN HOEK, C. (1963). *Revision of the European species of Cladophora*. Brill, Leiden, The Netherlands.
- VAN DEN HOEK, C. (1982). A taxonomic revision of the American species of *Cladophora* (Chlorophyceae) in the North Atlantic Ocean and their geographic distribution. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Tweede Sect.*, **78**: 236.
- VAN DEN HOEK, C. (1984). The systematics of the Cladophorales. In *Systematics of the Green Algae* (IRVINE, D.E.G. and JOHN, D.M., editors), 157–178. Academic Press, London, UK.
- VAN DEN HOEK, C. & CHIHARA, M. (2000). A taxonomic revision of the marine species of *Cladophora* (Chlorophyta) along the coasts of Japan and the Russian Far-east. *Nat. Sci. Mus. Monographs*, **19**: 242.
- WAERN, M. (1940). *Cladophora pygmaea* und *Leptonema lucifugum* an der schwedischen Westküste. *Acta Phytogeogr. Suec.*, **13**: 1–6.
- WEST, J.A. & MCBRIDE, D.L. (1999). Long-term and diurnal carpospore discharge patterns in the Ceramiales, Rhodomelaceae and Delesseriaceae (Rhodophyta). *Hydrobiologia*, **298/299**: 101–113.
- WILCE, R.T. (1970). *Cladophora pygmaea* Reinke in North America. *J. Phycol.*, **6**: 260–263.
- WILSON, S., BLAKE, C., BERGES, J.A. & MAGGS, C.A. (2004). Environmental tolerances of free-living coralline algae (maërl): implications for European marine conservation. *Biol. Conserv.*, **120**: 283–293.
- ZEDERBAUER, E. (1902). *Seeknötchen-ähnliche Ballenbildung durch Cladophora cornuta* Kütz. *Verh. Zool. Bot. Wien*, **52**: 155–159.

4.- Estructuras sexuales en poblaciones naturales europeas de la especie alóctona *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). 2009b. *Algas, Boletín Informativo de Sociedad Española de Ficología* 42. En prensa.

Resumen:

Heterosiphonia japonica Yendo es una especie de origen pacífico (Japón y Corea) que se conoce en gran parte del Atlántico Europeo, Norteamérica (Alaska y California), Rusia y Mediterráneo francés. Recientemente, se han encontrado en el medio natural gametófitos y estructuras sexuales en Holanda y Galicia pero con muy pocos individuos. Dada la dispersión de información y el escaso conocimiento que se tiene de las estructuras sexuales en poblaciones naturales, especialmente en las zonas donde se ha introducido la especie, se aborda la descripción de los gametófitos recolectados en la costa gallega y holandesa. Todas las plantas fértiles recolectadas en Galicia proceden únicamente de la Ría de Arousa, lo cual se relaciona con el gran número de especies alóctonas y exuberancia de las mismas en esta ría, considerada un "hotspot" para especies introducidas.

Investigación

ESTRUCTURAS SEXUALES EN POBLACIONES NATURALES EUROPEAS DE LA ESPECIE ALÓCTONA *HETEROSIPHONIA JAPONICA* (CERMIALES, RHODOPHYTA)

Ignacio Bárbara¹, Viviana Peña¹ & Herre Stegenga²

¹ Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña, 15071, A Coruña. Email: barbara@udc.es

² National Herbarium of the Netherlands, Leiden Branch, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, Netherlands

Heterosiphonia japonica Yendo es una especie de origen pacífico (Japón y Corea) que se conoce en gran parte del Atlántico Europeo, Norteamérica (Alaska y California), Rusia y Mediterráneo francés (Guiry & Guiry 2009). En la costa europea se encontró por primera vez (1994) en Holanda y Galicia (Stegenga 1997, Bárbara et al. 2003), posteriormente en Noruega en 1996 (Lein 1999), así como en el atlántico francés (1996) y mediterráneo francés (1998) (Verlaque 2001). Mediante estudio de material de herbario, se ha verificado que las primeras recolecciones gallegas son anteriores a 1994, tras el estudio de material de 1988 procedente de las rías de Muros-Noia y Ferrol (Peña & Bárbara 2006). Además, recientemente se ha dado a conocer el primer registro para la costa atlántica europea, procedente de la Bretaña Francesa (1984, Sjøtun et al. 2008).

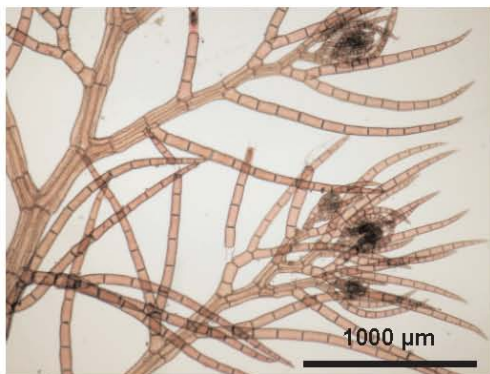


Figura 1. Ápices de un ejemplar de la Ría de Arousa, Galicia.

En Europa, se expandió rápidamente en los últimos 10 años y actualmente se conoce en gran parte de la costa (Sjøtun et al. 2008). Ha sido una especie conflictiva taxonómicamente que fue inicialmente identificada como *Dasyisiphonia* sp. debido a su similitud morfológica con las especies de este género (Stegenga 1997, Lein 1999, Bárbara et al. 2003) y por la ausencia de estructuras sexuales, hasta que Bjaerke (2004) comprobó que se trataba de *Heterosiphonia japonica*.

Heterosiphonia japonica está ampliamente extendida

y se comporta como especie invasora, dispersándose por vectores relacionados con la acuicultura marina y el tráfico marítimo. La transferencia de ostras entre regiones europeas para su cultivo se considera uno de los vectores más importantes. Además, su capacidad de supervivencia en el agua de lastre ha sido importante en su expansión a lo largo de la región septentrional europea (Sjøtun et al. 2008).



Figura 2. Proliferación de plantas sobre rocas submareales (~4 m) en la ría de A Coruña, Galicia.

Tiene una elevada capacidad de propagación vegetativa por fragmentación (Maggs & Stegenga 1999, Bjaerke & Rueness 2004, Husa & Sjøtun 2006) que facilita la dispersión de la especie. Las plantas generalmente se encuentran estériles y la continuidad de la especie depende de un alto grado de reclutamiento provocado por fragmentación durante todo el año. Además es muy resistente y puede sobrevivir largos períodos en oscuridad, regenerándose nuevamente (Husa & Sjøtun 2006). Esto facilita el asentamiento de las poblaciones después del invierno y cuando gran parte del sustrato ha quedado descubierto (Husa & Sjøtun 2006).

En las áreas de invasión, como la costa atlántica europea, las plantas estériles son abundantes y los tetrasporocistes eran las únicas estructuras reproductoras conocidas, mientras que las estructuras sexuales no habían sido detectadas. Por ello se consideraba que podría tener un ciclo apomítico tal como sucede con otras Dasyaceae (Maggs 1998). En las áreas nativas de su distribución

como Corea, la reproducción sexual sólo se había observado en el sur (Choi 2001) donde la temperatura oscila entre 14-18 °C (invierno) y 18-25 °C (verano) y es ligeramente superior a las del norte de Corea. Bjaerke & Rueness (2004) lograron completar su ciclo de vida en cultivo, describiendo las estructuras sexuales en plantas sometidas a condiciones similares a las naturales, por lo que estos autores relacionaron la escasez de gametófitos a una alta sensibilidad de esta especie frente a variaciones en factores ambientales como salinidad, temperatura e irradiancia.

Recientemente, se han encontrado en el medio natural gametófitos y estructuras sexuales en Holanda y Galicia pero muy pocos individuos (Sjotun et al. 2008). Dada la dispersión de información y el escaso conocimiento que se tiene de las estructuras sexuales en poblaciones naturales, especialmente en las zonas donde se ha introducido la especie, se aborda la descripción de los gametófitos recolectados en la costa gallega y holandesa. Una información más detallada acerca de la distribución de *Heterosiphonia japonica* en las costas europeas aparece recogida en Sjotun et al. (2008).



Figura 3. Distribución de gametófitos femeninos (verde) y masculinos (rojo) de la Ría de Arousa, Galicia.

Las primeras plantas fértiles fueron recolectadas en 2004, simultáneamente en la costa gallega y holandesa en un total de 19 localidades (5 holandesas y 14 gallegas) aunque previamente se conocía la existencia de gametófitos femeninos recolectados en Roscoff (1984) por J. Cabiocch (Sjotun et al. 2008). En la costa holandesa todos los gametófitos formaban parte del *fouling* y fueron recolectados entre mayo y agosto, y recientemente en febrero. En Galicia, se encontraron gametófitos masculinos y femeninos junto con tetrasporófitos y plantas estériles en fondos submareales de *maërl* y cascajo (hasta 18 m) pero en un período más amplio, de abril a julio (2004-2008). Es de destacar que todos los gametófitos fértiles recolectados en Galicia proceden únicamente de

la Ría de Arousa lo cual se relaciona con el gran número de especies autóctonas y exuberancia de las mismas en esta ría, considerada un *hotspot* para especies introducidas (Bárbara et al. 2008).

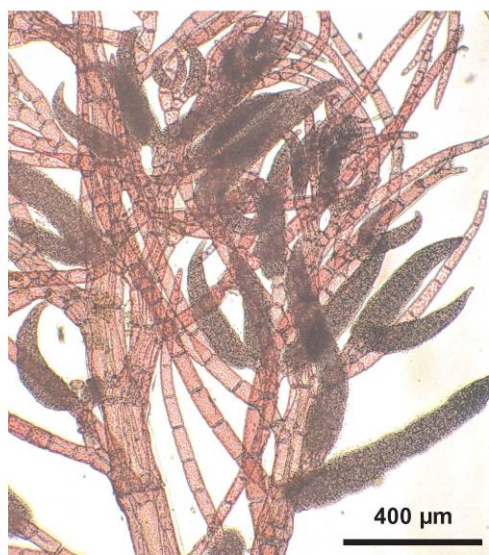


Figura 4. Gametófito masculino, Holanda.



Figura 5. Estiquidio de espermatocistes, Galicia.

Los gametófitos masculinos de *Heterosiphonia japonica* presentan estiquidios de espermatocistes terminales dispuestos en ramas pseudolaterales. Presentan la superficie totalmente tapizada es espermacios, quedando tan sólo un conjunto de 4-5 células apicales. El tamaño de los estiquidios de espermatocistes es variable (Galicia 250-650 x 60-80 µm con 14-18 segmentos fértiles; Holanda hasta 800 x 150 µm con 30 segmentos fértiles) e intermedio frente a los ilustrados en Choi (2001) para poblaciones naturales de su lugar de origen (450 x 90 µm) y a los procedentes de cultivos realizados en Noruega (800 x 150 µm, Bjaerke & Rueness 2004). En Holanda se han recolectado plantas masculinas en varias ocasiones, mientras que en Galicia se encontró un único espécimen masculino en una localidad.



Figura 6. Procarpo de una planta gallega.



Figura 7. Gametófito femenino con cistocarpos, Holanda.

Los gametófitos femeninos presentaron procarpos, así como cistocarpos maduros ovalados a esféricos y provistos de ostiolo prominente. El tamaño del cistocarpo es variable, especialmente en diámetro, siendo de 570-600 x 350-900 µm en Galicia y de hasta 850 x 800 µm en Holanda. Aunque en esta región del norte se han encontrado cistocarpos de menor tamaño (350 x 300 µm), pero

aparentemente juveniles. Los cistocarpos observados en poblaciones atlánticas europeas son similares o más anchos que los descritos en su rango autóctono de distribución (400 x 300 µm, Choi 2001) o en cultivos de plantas noruegas (700 x 600 µm, Bjaerke & Rueness 2004).

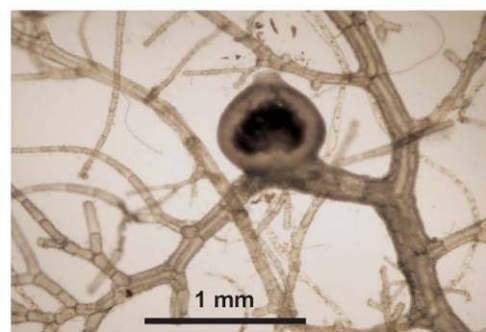


Figura 8. Gametófito femenino con cistocarpos, Galicia.

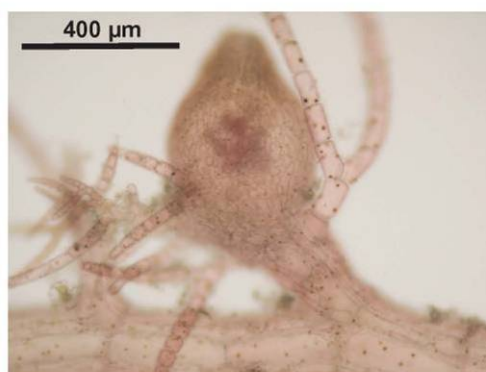


Figura 9. Gametófito femenino con cistocarpos (Galicia) de los que surgen ramas adventicias.

En los cistocarpos de plantas gallegas, se han observado ocasionalmente ramas cortas que surgen directamente del pericarpo. Estas proliferaciones son similares a las ramas adventicias descritas en *Chrysomenia wrightii* (Harvey) Yamada, otra especie alóctona nueva para las costas europeas que ha sido detectada únicamente en la ría de Arousa (Bárbara et al. 2008). La presencia de estas proliferaciones en ambas especies alóctonas podría estar relacionada con la estrategia de producción de propágulos vegetativos que se liberan por fragmentación señalada como característica para especies no nativas (Eno et al. 1997, Bjaerke & Rueness 2004, Husa & Sjøtun 2006).

Aunque para el caso de *C. wrightii* no se han generado nuevos individuos a partir de estas ramas (Bárbara et al. 2008) en *Heterosiphonia japonica* se observaron ramas vegetativas de activo crecimiento.

En la costa holandesa fueron registrados simultáneamente gametófitos masculinos y femeninos en 2004, 2007 y 2008. Sin embargo, en Galicia, a pesar del gran número de muestreos submareales realizados durante los últimos cuatro años, los gametófitos masculinos y femeninos nunca fueron detectados en la misma localidad y fecha. El hallazgo de gametófitos masculinos fue más reciente (2008) y además, las plantas con cistocarpos fueron mucho más abundantes que las masculinas. Curiosamente en Noruega, donde se ha realizado un importante esfuer-

zo de muestreo en los últimos años (Husa et al. 2004, Sjøtun et al. 2008) no se han encontrado plantas fértiles lo cual podría estar relacionado con una introducción más reciente en 1996 (Lein 1999) en esta área geográfica.

La escasez de plantas fértiles en relación a los tetrasporófitos o plantas estériles detectada en Holanda y Galicia no discrepa mucho de lo observado en su rango de distribución autóctona (Choi 2001), por lo que el presente registro de gametófitos masculinos y femeninos podría indicar una incipiente naturalización de las poblaciones de *Heterosiphonia japonica* en el Atlántico europeo, que se muestra más intensa en las áreas más propensas a la recepción de especies alóctonas como en la ría de Arousa (Galicia).

Tabla 1. *Heterosiphonia japonica*: registro de gametófitos en poblaciones naturales de la costa holandesa y gallega.

Localidad	Fecha	Gametófitos	Hábitat
Gorishoek (Holanda)	17/05/2004	Masculinos y femeninos	Pantalán (-0,5 m)
Neeltje Jans (Holanda)	14/06/2007	Femeninos	Pantalán (-0,5 m)
Wemeldinge (Holanda)	13/08/2008	Masculinos y femeninos	Pantalán (-0,5 m)
Puerto de Stavenisse (Holanda)	22/08/2008	Masculinos y femeninos	Pantalán (-0,5 m)
Sas van Goes (Holanda)	14/02/2009	Femeninos	Intermareal inferior
Isla Ratas (Ría de Arousa, Galicia)	28/04/2004	Femeninos	Fondo de maërl (-8 m)
Playa de Cabío (Ría de Arousa, Galicia)	28/04/2004	Femeninos	Fondo de maërl (-8 m)
Punta Golfina (Ría de Arousa, Galicia)	28/04/2004	Femeninos	Fondo de maërl (-8 m)
Este Isla Benencia (Ría de Arousa, Galicia)	13/07/2004	Femeninos	Fondo de maërl (-2 m)
Sur Isla Benencia (Ría de Arousa, Galicia)	13/07/2004	Femeninos	Fondo de maërl (-5 m)
Lobeiras grandes (Ría de Arousa, Galicia)	17/06/2005	Femeninos	Fondo de maërl (-8 m)
Síñal del Maño (Ría de Arousa, Galicia)	17/06/2005	Femeninos	Fondo de maërl (-6 m)
Isla Sálvora (Ría de Arousa, Galicia)	22/06/2005	Femeninos	Fondo de maërl (-11 m)
Aguíño (Ría de Arousa, Galicia)	22/06/2005	Femeninos	Fondo de maërl (-10 m)
Santa Uxía de Ribeira (Ría de Arousa, Galicia)	22/06/2005	Femeninos	Fondo de maërl (-13 m)
Isla Benencia (Ría de Arousa, Galicia)	10/07/2006	Femeninos	Fondo de maërl (-3 m)
Palmeira (Ría de Arousa, Galicia)	01/07/2007	Femeninos	Fondo de maërl (-10 m)
Faro Piedra Seca (Ría de Arousa, Galicia)	20/05/2008	Masculinos	Fondo de maërl (-14 m)
Punta Cabío (Ría de Arousa, Galicia)	18/06/2008	Femeninos	Fondo de maërl (-18 m)

AGRADECIMIENTOS

A Pilar Díaz por su colaboración en el trabajo de campo. Contribución a los proyectos de investigación PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia), CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER).

REFERENCIAS

- Bárbara I., J. Cremades, A.J. Veiga & M^oC López Rodríguez (2003) *Dasyisiphonia* sp. (Ceramiales, Dasyaceae) nuevo rodófito alóctono para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60(2): 440-443.
- Bárbara I., S-Y Lee, V. Peña, O. Díaz, J. Cremades, J.H. Oak & H-G. Choi (2008) *Chrysomenia wrightii* (Rhodymeniales, Rhodophyta) a new non-native species for the European Atlantic Coast. *Aquatic Invasions* 3(4): 367-375.

- Botanica Marina 49: 191-199.
- Bjaerke M.R. (2004) *Molecular and ecological studies on introduced marine macroalgae in Norwegian waters*. Tesis doctoral. Universidad de Oslo.
- Bjaerke M.R. & E.K. Rueness (2004) Effects of temperature and salinity on growth, reproduction and survival in the introduced red alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Botanica Marina* 47: 373-380.
- Choi, H.-G. (2001) Morphology and reproduction of *Heterosiphonia pulchra* and *H. japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Algae* 16(4): 387-409.
- Eno N.C., R.A. Clark & W.G. Sanderson (1997) *Non-native marine species in British waters: a review and directory*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, 83 pp.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry (2009) *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. (mayo 2009).
- Husa, V., K. Sjetun, K. & T.E. Lein (2004) The newly introduced species *Heterosiphonia japonica* Yendo (Dasyaceae, Rhodophyta): geographical distribution and abundance at the Norwegian southwest coast. *Sarsia* 89: 211-217.
- Husa, V. & K. Sjetun (2006) Vegetative reproduction in "*Heterosiphonia japonica*" (Dasyaceae, Ceramiales, Rhodophyta), an introduced red alga on European coasts. *Botanica Marina* 49: 191-199.
- Lein, T.E. (1999) A newly immigrated red alga ("*Dasyisiphonia*", Dasyaceae, Rhodophyta) to the Norwegian coast. *Sarsia* 84: 85-88.
- Maggs, C.A. (1998) Life history variation in *Dasya ocellata* (Dasyaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 37(2): 100-105.
- Maggs, C.A. & H. Stegenga (1999) Red algal exotics on North Sea coasts. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 52: 243-258.
- Peña V., & I. Bárbara (2006) Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 13-26.
- Sjetun K, V. Husa & V. Peña (2008) Present distribution and possible vectors of introductions of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe. *Aquatic Invasions*, 3(4): 377-394.
- Stegenga, H. (1997) *Dasya* or *Dasyisiphonia*? Identity of a recently introduced red algal species in the Oosterschelde Tidal Basin, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 106.
- Verlaque, M. (2001) Checklist of the Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta* 24: 29-49.

5.- New records of crustose algal species associated to subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain). 2010a. *Botanica Marina* 53(1): 41-61.

Resumen:

Se contempla el estudio de especies incrustantes asociadas a fondos submareales de maërl y cascajo de las rías gallegas (NO Península Ibérica). Se ha realizado una descripción de cada especie registrada y de su hábitat y presencia en los fondos de maërl y cascajo. Se confirma la elevada diversidad de especies incrustantes asociada con fondos de maërl del Atlántico europeo. *Contarinia peyssonneliaeformis* es citada por primera vez para el Atlántico. Otras seis especies *Atractophora hypnoides* stadium "*Rhododiscus pulcherrimus*", *Peyssonnelia immersa*, *Scytosiphon lomentaria* stadium "*Microspongium gelatinosum*", *Petroderma maculiforme*, *Pseudolithoderma roscoffense* y *Phycocelis foecunda* constituyen nuevas citas para la Península Ibérica. Por otra parte, *Peyssonnelia armorica* es nueva cita para la costa atlántica peninsular y *P. harveyana* es nueva cita para Galicia. Se ha observado por primera vez espermatocistes en especímenes de *Cruoria cruoriaeformis* del noroeste de la Península Ibérica. La flora de especies incrustantes en fondos de maërl y cascajo de Galicia asciende a 23 especies (15 Rhodophyta y 8 Ochrophyta). Por ultimo, se excluye *Peyssonnelia rubra* de la flora marina bentónica de Galicia.

New records of crustose seaweeds associated with subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain)

Viviana Peña* and Ignacio Bárbara

Seaweeds Laboratory, Department of Animal Biology, Vegetal Biology and Ecology, Faculty of Sciences, University of A Coruña, Campus de A Zapateira, S/N, 15071 A Coruña, Spain, e-mail: vpena@udc.es

* Corresponding author

Abstract

We studied crustose seaweeds associated with subtidal maërl beds and gravel bottoms in the Galician rías (NW Iberian Peninsula). Each species is described as well as its habitat and occurrence in maërl beds and gravel bottoms. We confirmed the great crustose species richness associated with European Atlantic maërl beds. We report a new species for the Atlantic Ocean (*Contarinia peyssonneliaeformis*) and six new records for the Iberian Peninsula (*Atractophora hypnoides* stage “*Rhododiscus pulcherrimus*”, *Peyssonnelia immersa*, *Scytosiphon lomentaria* stage “*Microspongium gelatinosum*”, *Petroderma maculiforme*, *Pseudolithoderma roscoffense* and *Phycocelis foecunda*). *Peyssonnelia armata* is a new record for the Atlantic Iberian Peninsula and *Peyssonnelia harveyana* is a new record for the Galician coast. We provide for the first time observations on spermatangial structures in *Cruoria cruoriaeformis* occurring on the Atlantic Iberian Peninsula. The Galician crustose algal flora of subtidal maërl beds and gravel bottoms is increased up to 23 species (15 Rhodophyta and 8 Ochrophyta). *Peyssonnelia rubra* is excluded from the Galician flora.

Keywords: crustose seaweeds; maërl; NW Iberian Peninsula; Ochrophyta; Rhodophyta.

Introduction

Crustose algae represent an important element of subtidal habitats (L’Hardy-Halos et al. 1973, Verlaque et al. 2000, Garrabou et al. 2002, Balata et al. 2005, 2006, Ballantine and Ruiz 2005, Kato et al. 2006). They are useful subjects for biogeographic studies due to their wide distribution, slow growth rates and persistence in the face of mechanical and biological disturbances (Maggs 1990). Despite the fact that several crustose algae have been found as stages of species with heteromorphic life histories, taxonomic studies are scarce, particularly in brown algae, due to the difficulties of

identification (Denizot 1968, Boudouresque and Denizot 1975, Maggs and Irvine 1983, Fletcher 1987, Maggs and Guiry 1989, Parente et al. 2003).

In European maërl beds, diverse crustose species and their stages have been reported as members of an associated flora (Jacquotte 1962, Cabic’h 1974, Maggs and Irvine 1983, Maggs and Guiry 1989, Soto 1990, Ballesteros 1992, Birkett et al. 1998, Mannino et al. 2002). Off the northwestern Iberian Peninsula, 15 crustose species or stages have been recorded in subtidal maërl beds and gravel bottoms, viz., Rhodophyta: *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodward) C. Agardh (“*Hymenoclonium serpens*” stage), *Cruoria cruoriaeformis*, *C. pellita* (Lyngbye) Fries, *Halarachnion ligulatum* (“*Cruoria rosea*” stage), *Hildenbrandia rubra*, *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry (“*Petrocelis cruenta*” stage), *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *P. rubra* (Greville) J. Agardh, *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) Agardh (“*Haematocelis rubens*” stage), *Sphaerococcus coronopifolius* Stackhouse (“*Haematocelis fissurata*” stage), and the ochrophyte species *Cutleria multifida* (“*Aglaozonia parvula*” stage), *Ralfsia verrucosa* (Areschoug) Areschoug, *Stragularia clavata* (Harvey) Hamel and *Symphycarpus strangulans* Rosenvinge (Hamel 1928, Miranda 1934, Donze 1968, Bárbara et al. 2002, 2004, Otero-Schmitt and Pérez-Cirera 2002, Peña and Bárbara 2008).

In the framework of our research project focused on the Atlantic Iberian Peninsula maërl beds, our aims were: 1) to identify and provide a description of the crustose seaweeds associated with Galician maërl beds and gravel bottoms, 2) to compare our records with the crustose species reported from the Atlantic and Mediterranean maërl beds and 3) to update the list of crustose species or stages recorded in the subtidal maërl beds and gravel bottoms of Galicia.

Materials and methods

From 2004 to 2008, a total of 488 samples of the associated flora were collected in maërl beds and gravel bottoms (416 and 72 samples, respectively) from the Galician rías (Ferrol, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra and Vigo). Collections were carried out by dredging and SCUBA. The collections were from 1 to 41 m deep. The samples were preserved in 4% formalin/seawater and kept in total darkness at 4°C.

Observations of rhodophyte crustose species were made in different planes according to Denizot (1968) and Irvine (1983). Sections were obtained by hand using a razor blade.

The species were identified and compared with specialized literature on rhodophyte and ochrophyte crustose algae, mainly from the Atlantic and Mediterranean (Hamel 1935, Feldmann 1939, Loiseaux 1967, 1968, Denizot 1968, Edelstein and McLachlan 1969, Wynne 1969, Wilce et al. 1970, Belsher and Marcot 1975, Maggs and Irvine 1983, Fletcher and Maggs 1985, Fletcher 1987, Maggs and Guiry 1989, Parente et al. 2003, Kato et al. 2005). Representative specimens of each species were deposited in SANT-Algae (acronyms follow Holmgren et al. 1990). Habitat and occurrence of each crustose species are provided. Herbarium specimens of *Peyssonnelia rubra* collected in the Ría de Arousa (Donze 1968) and preserved in the National Herbarium Nederland (L0533438-L0533442) were also examined. Based on our review of the associated maërl flora of the Atlantic and Mediterranean beds provided in Peña and Bárbara (2008), each species reported in the present study was compared with previous reports in the Atlantic and Mediterranean. Moreover, the occurrence of each species recorded in other Galician habitats, most of them intertidal, is provided (Bárbara et al. 2002, 2005).

The term sorus was applied to raised or immersed reproductive structures (*Peyssonnelia* spp.) or groups of reproductive cells with or without associated paraphyses (as in *Atractophora hypnoides* crustose stage, *Cutleria multifida* crustose stage or *Scytosiphon lomentaria* crustose stage). The term conceptacle indicates an enclosed chamber opening outwards, which contains reproductive structures, as in the genus *Hildenbrandia* (Irvine 1983, Maggs and Irvine 1983, Irvine and Chamberlain 1994). The term ‘‘perithallus’’ (ascending filaments) and ‘‘hypothallus’’ (basal layer) employed in the anatomical descriptions of *Peyssonnelia* species were proposed in Belsher and Marcot (1975).

Results

Rhodophyta

***Atractophora hypnoides* P. Crouan et H. Crouan**
 ‘‘*Rhododiscus pulcherrimus*’’ P. Crouan et
 H. Crouan stage
 (Figure 1)

Crust up to 125 µm in thickness, closely adherent to substrata (Figure 1A). Colour bright red to carmine red, mucilaginous when fertile. Rhizoids are absent, although we occasionally observed uniseriate vegetative filaments growing downwards and resembling rhizoids (Figure 1B). Monostromatic basal layer composed of branched radial filaments of cells 9–15×5–7 µm (length×diameter, Figure 1C). Each basal cell gives rise to 1–2 erect filaments unbranched or rarely branched, separable under pressure. Erect filaments short, composed of 5–6 cells from (8–) 10–15×(7–) 10 (–15) µm wide to 10 (–15)×(5–) 8–10 µm in the apical part (Figure 1D). Cell fusions are absent. In surface view, cells are round, (7–) 10 (–12) µm in diameter (Figure 1E). Tetrasporangia terminal on erect filaments, cruciately

arranged, 20–30×10–20 µm (Figure 1F). Paraphyses are absent.

Galician specimens match features provided for this species in Newton (1931), Denizot (1968) and Irvine (1983), although Irvine (1983) described longer and wider basal cells (16–20×7–11 µm) and smaller tetrasporangia (20–25×12–15 µm). On the other hand, Denizot (1968) observed only unbranched erect filaments, 3–6 celled, and cruciately to irregularly arranged tetrasporangia.

Habitat and occurrence in the present study: tetrasporangia recorded in February, March, June, July and December. The species was found in maërl beds and gravel, growing mostly on living maërl and, occasionally, on dead maërl. It was also observed on dead shells and epilithic on pebbles. Depth range: 1–27 m. Only the ‘‘*Rhododiscus pulcherrimus*’’ stage has been recorded in Atlantic maërl beds (Table 1). This study represents the first record of the tetrasporophytic stage for the Iberian Peninsula. The gametophytic stage was not observed in the present work; only Seoane-Camba (1965) reported one gametophytic specimen drifting off southern Spain.

Contarinia Zanardini

This genus is currently represented by five species (Guiry and Guiry 2009): *Contarinia okamurae* Segawa and *C. pacifica* (Børgesen) Denizot reported from the Pacific, *C. magdae* Weber-van Bosse from the Atlantic American coast and *C. peyssonneliaeformis* and *C. squamariae* (Meneghini) Denizot, both restricted to the Mediterranean, although fertile plants of *C. squamariae* were reported recently from subtidal localities off the Atlantic Iberian Peninsula (Berecibar et al. 2009). Denizot (1968) provided differences among the *Contarinia* species mainly based on tetrasporangial division and habit, except for *C. magdae* which, according to this author, is anatomically related to the genus *Ethelia*; *C. magdae* is also cited in Taylor (1979), but with no reference to the characteristic rhizoids of *Contarinia* species. Denizot (1968) indicated that *C. squamariae* and *C. pacifica* have irregularly zonate tetrasporangia; the former has a creeping thallus composed of branched spreading axes, whereas the latter has an amorphous thallus. *Contarinia peyssonneliaeformis* and *C. okamurae* have irregularly cruciate tetrasporangia, the former has an amorphous thallus and has been reported as an epiphytic or epizoid species, whereas the thallus of *C. okamurae* is cylindrical, tubular and dichotomously divided, and epiphytic on *Cladophora* (Segawa 1941). According to Feldmann (1939), *C. peyssonneliaeformis* differs from *C. squamariae* by its rounded thallus, ovoid gland cells and the disposition of axial cells. *C. squamariae* has a branched thallus and rounded gland cells on the surface of the thallus or among the cortical cells; the axial cells, which are up to 90 µm high by 50 µm broad, are central and surrounded by medullary cells that decrease in size toward the margins. *C. squamariae* also differs in habitat since it has usually been found epiphytic on *Peyssonnelia squamaria* (Gmelin) Decaisne (Feldmann 1939, Denizot 1968, Athanasiadis 1987, Berecibar et al. 2009).

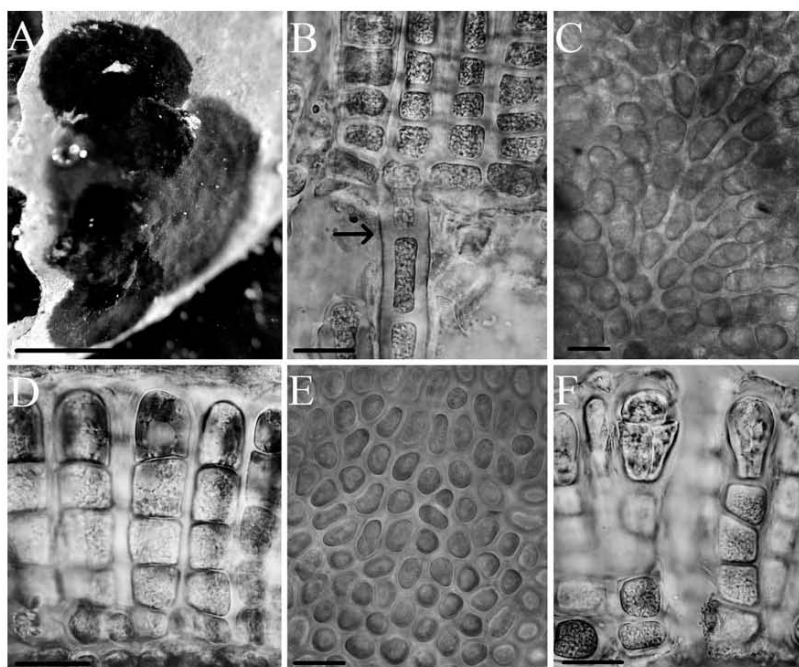


Figure 1 *Atractophora hypnoides* ("Rhododiscus pulcherrimus" stage).

(A) Specimens growing on dead shell. (B) Uniseriate vegetative filament from basal layer growing downwards (arrow) (VS). (C) Branched radial basal filaments in surface view from below. (D) Erect filaments composed of five cells (VS). (E) Surface view of the erect filaments. (F) Cruciate tetrasporangium terminal on erect filament. Scale bars: A=1 cm; B–F=20 μm . VS, vertical section of the thallus.

***Contarinia peyssonnellaeformis* Zanardini**

Rhizophyllis codii Feldmann

(Figure 2)

Creeping thallus up to 4 cm broad, up to 200 μm in thickness, margins appressed to the substratum (Figure 2A). Colour bright red to brownish. Rhizoids multicellular, unbranched or branched, up to $200 \times 10\text{--}13$ μm (length \times diameter), attached to the substrata, occasionally terminating in haptera (Figure 2B). No hypobasal calcification observed. In vertical section, the thallus has principal axial filaments composed of colourless cells up to $30\text{--}40 \times 40$ μm . Each axial colourless cell gives rise to 1–2 dorsal cortical cells which are usually pseudodichotomously branched at the second cell (Figure 2C,E). Ventral cortical layer up to 25 μm thick, composed of 1–2 layers of cells measuring $13\text{--}15 \times 15\text{--}18$ μm , is located below the colourless axial cells. Dorsal cortical filaments up to 10 cells long; filament cells $10\text{--}20 \times 4\text{--}15$ μm , decreasing in size towards the apical part (Figure 2D,E). In surface view, apical cells round somewhat polygonal, 5–7 μm in diameter. Gland cells ovoid, elongate,

$30\text{--}40 \times 10\text{--}15$ μm broad, immersed among the cortical filaments (Figure 2D) and also spreading on the surface (Figure 2F). Reproductive structures were not observed.

The Galician material matches descriptions provided by Denizot (1968) and other works from the Mediterranean (Feldmann 1939, Athanasiadis 1987). Feldmann (1939) and Denizot (1968) pointed out the presence of gland cells which, according to the latter, were not described by Zanardini (1843). However, Athanasiadis (1987) did not comment on gland cells in specimens from the Aegean Sea.

Habitat and occurrence in the present study: epiphytic on *Peyssonnelia dubyi*. It was collected in three subtidal sites (maërl beds and gravel bottom mixed with pebbles) in the Ría de Ferrol and the Ría de Vigo at 8–14 m depth. The present record represents the first report of *Contarinia peyssonnellaeformis* for the Atlantic coast (Table 1) since all previous references for this species came from the Mediterranean, Adriatic or the Aegean Seas (Feldmann 1939, Denizot 1968, Boudouresque 1972, 1985, Athanasiadis 1987, Ballesteros 1988, Ballesteros et al. 1993, Piazza et al. 2004). In the literature, the depth range reported for this species is

Table 1 Crustose flora associated with maërl beds in the Galician rías (Ría Ferrol, Ría de Arousa, Ría de Pontevedra and Ría de Vigo) (G), in the Atlantic (A) and Mediterranean regions (M) based on a review of the maërl associated flora provided in Peña and Bárbara (2008).

	Ría de Ferrol	Ría de Noia	Ría de Muros y Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo	Galician maërl beds	Atlantic maërl beds	Mediterranean maërl beds
Rhodophyta								
<i>Aractophora hypnoides</i> stage “ <i>Rhododiscus pulcherrimus</i> ”	*	*	*	*	*	G	A	
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> stage “ <i>Hymenoclonium serpens</i> ”	*		+ ⁴		*	G	A	
<i>Contarinia peyssonneliaformis</i>						G		M
<i>Cruoria cruoriaformis</i>	*	+	+	+	+	G	A	M
<i>Cruoria peltia</i>			+ ²	+ ¹		G	A	
<i>Halarachnion ligulatum</i> stage “ <i>Cruoria rosea</i> ”		+	+	*	+	G	A	
<i>Hildenbrandia crouaniorum</i>			+	*	*	G		
<i>Hildenbrandia rubra</i>		*	+	*	*	G	A	
<i>Mastocarpus stellatus</i> stage “ <i>Petrocelis eruenta</i> ”			+ ²			G		
<i>Peyssonnelia armorica</i>	*	*	*	*	*	G	A	M
<i>Peyssonnelia atropurpurea</i>		*	+	*	*	G		M
<i>Peyssonnelia dubyi</i>	*	*	+	+	+	G	A	M
<i>Peyssonnelia harveyana</i>		*	*	*	*	G	A	M
<i>Peyssonnelia immersa</i>			*	*	*	G	A	
<i>Schizymenia dubyi</i> stage “ <i>Haematocelis rubens</i> ”			+ ²			G		M
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> stage “ <i>Haematocelis fissurata</i> ”			+ ³			G		
Ochrophyta								
<i>Cutleria multifida</i> stage “ <i>Aglaosonia parvula</i> ”	*	+	+	+	+	G	A	
<i>Petroderma maculiforme</i>	*	*	*	*	*	G		
<i>Phycocelis foenicula</i>			*	*	*	G		
<i>Pseudolithoderma roscoffense</i>			*	*	*	G		
<i>Scytosiphon lomentaria</i> stage “ <i>Microspongium gelatinosum</i> ”		*	*	*	*	G		
<i>Stragularia clavata</i>			+ ²			G	A	
<i>Symphycarpus strangulans</i>			+ ⁴			G	A	

New additions in the present study are indicated (*). References are given for those species reported in the Galician maërl beds, but not collected in the present study. ¹ Miranda (1934); ² Donze (1968); ³ Bárbara et al. (2002) and ⁴ Bárbara et al. (2004). The record of *Bonnemaisonia asparagoides* stage “*Hymenoclonium serpens*” was recently questioned by Salvador (2009, p. 146).

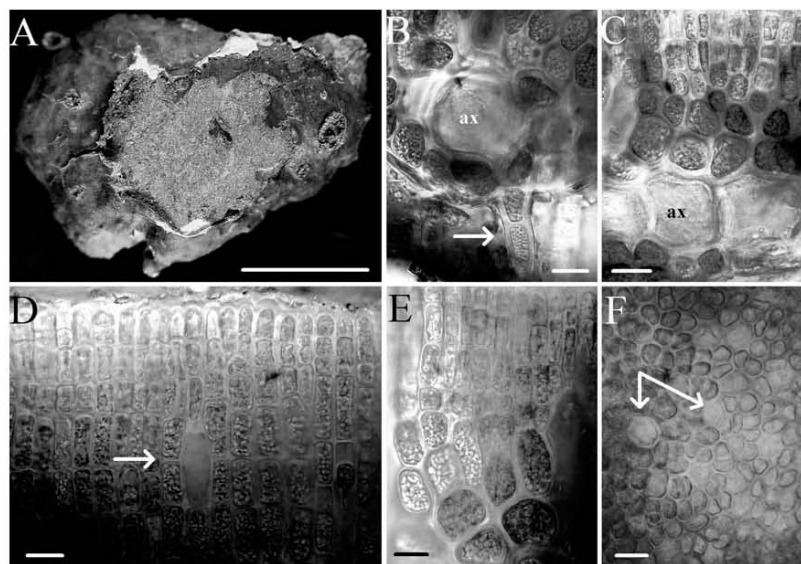


Figure 2 *Contarinia peyssonneliaeformis*.

(A) Crustose habit of a specimen epiphytic on *Peyssonnelia dubyi*, which is growing on a pebble. (B) Thallus showing multicellular rhizoid (arrow) and ventral cortical filaments below the axial cell (ax) (VS). (C) Axial cells (ax) giving rise to cortical filaments branched at the second cell (VS). (D) Gland cells among filaments (arrow) (VS). (E) Detail of cortical filaments pseudodichotomously branched (VS). (F) Surface view of the thallus showing gland cells (arrows). Scale bars: A=1 cm; B=20 µm; C–F=10 µm. VS, vertical section of thallus.

very wide, from 1 m to 60 m. It has been recorded in deep assemblages such as coralligenous and maërl beds (Ballesteros 1988, Piazzzi et al. 2004), as well as in photophilic shallow communities (Boudouresque 1972, Ballesteros 1992). Denizot (1968) pointed out that *C. peyssonneliaeformis* was collected as an epiphyte on *Cystoseira* sp., on non-geniculate corallines and epizoid on sponges, whereas Feldmann (1939) found it epiphytic on *Codium bursa* (Olivi) C. Agardh.

Cruoria Fries

This genus is characterized by a monostromatic basal layer without rhizoids giving rise to erect filaments, branched or unbranched, and lateral zonate tetrasporangia (Dixon and Irvine 1977). On the Atlantic European coasts, this genus is represented by *Cruoria cruoriaeformis* and *C. pellita* (Maggs and Guiry 1989). The tetrasporophytic stages of *Halarachnion ligulatum* ("Cruoria rosea") and *Turnerella pennyi* (Harvey) Schmitz ("Cruoria arctica") were included within this genus until culture studies confirmed the heteromorphic life histories of both species (Boillot 1972, South et al. 1972, Maggs and Guiry 1989). Likewise, these tetrasporophytic stages differ from *Cruoria* species in having gland cells, and also, in the latter, by the presence of secondary pit connections (Maggs and Guiry 1989).

Cruoria pellita was not found in the present work, but is known off the northwestern Iberian Peninsula from maërl beds and gravel (Miranda 1934, Donze 1968) as well as from other habitats (Bárbara et al. 2002, 2005). It has also been reported from other Atlantic European maërl beds (Table 1).

Cruoria cruoriaeformis (P. Crouan et H. Crouan) Denizot

(Figure 3A–D)

Crusts adherent to the substratum, up to 300 µm in thickness, easily squashed. Crusts velvety and bright red in colour when alive (carmine colour when dried); composed of erect filaments and a basal layer formed by branches that grow horizontally (Figure 3A). Rhizoids were not observed. Filaments sparsely branched, up to 17 cells. Basal cells 5–12×7.5 µm (length×diameter). Erect filaments composed of long cells (10–12×5–7 µm) and short apical cells (5×2.5–5 µm). Cell fusions and secondary pit connections were not observed. Species monoecious. Spermatangial mother cells on short lateral filaments among vegetative filaments, each spermatangium 10×2 µm (Figure 3B). Gonimocarps very apparent among vegetative filaments, elliptical, 150×50 µm, each carposporangium 10–15×15 µm (Figure

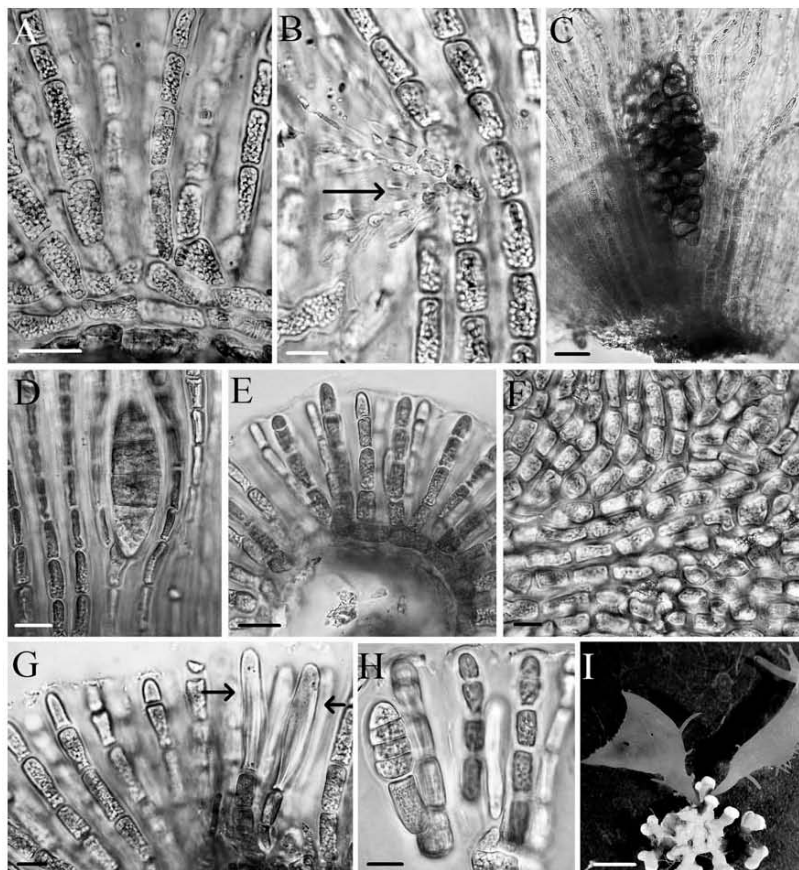


Figure 3 *Cruoria cruoriaeformis* and *Halarachnion ligulatum*. (A–D) *Cruoria cruoriaeformis*: (A) Erect filaments and basal layer formed by branches that grow horizontally (VS). (B) Spermatangial branches lateral to vegetative filaments (arrow). (C) Elliptical gonimocarp among vegetative filaments. (D) Zonate tetrasporangium laterally arranged on vegetative filaments. (E–I) *Halarachnion ligulatum* and “*Cruoria rosea*” stage. (E) Erect filaments and basal layer (VS). (F) Polyflabellate basal layer in surface view from below. (G) Gland cells on erect filaments (arrows) (VS). (H) Zonate tetrasporangium in lateral position (VS). (I) Gametophytic stage (*Halarachnion ligulatum*) growing on the sporophytic stage (“*Cruoria rosea*”), both epiphytic on *Phymatholithon calcareum* (Pallas) Adey et McKibbin. Scale bars: A–B, E–H=10 μm ; C=25 μm ; D=20 μm ; I=0.5 cm. VS, vertical section of the thallus.

3C). Tetrasporangia zonate, laterally arranged, 70–75 \times 20 μm (Figure 3D).

The Galician material of *Cruoria cruoriaeformis* matches well with specimens described from other European Atlantic regions (Dixon and Irvine 1977, Maggs and Guiry 1989) and the Mediterranean (Feldmann 1939). Although Maggs and Guiry (1989) observed erect filaments with larger basal cells

(up to 24 μm high) and shorter tetrasporangia (50–70 μm), Dixon and Irvine (1977) reported a wide range of sizes for tetrasporangia (30–80 μm long).

Habitat and occurrence in the present study: reproductive structures recorded throughout the year. *Cruoria cruoriaeformis* was collected mainly in maërl beds and, occasionally, in gravel. Depth range: 1–26 m. It was very abundant on

living maërl and rarely recorded on dead maërl, dead shells and even more rarely on pebbles. On a single maërl individual, we observed *C. cruoriaeformis*, *Peyssonnelia harveyana* and "*Cruoria rosea*" growing together. *C. cruoriaeformis* has been widely recorded as an associated species of Atlantic and Mediterranean maërl beds (Table 1). In Galicia, *C. cruoriaeformis* has been recorded associated with maërl beds (Miranda 1934, Otero-Schmitt and Pérez-Cirera 2002, Bárbara et al. 2004); however, it was not found in other habitats. On the Galician coast, it can be considered restricted to maërl beds. This is the first report of spermatangial structures in specimens from the Atlantic Iberian Peninsula.

***Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützinger**
 "*Cruoria rosea*" (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan
 et H. Crouan stage
 (Figure 3E–I)

Crust up to 150 µm thick, colour pale rose to red (Figure 3E). Basal layer polyflabellate (Figure 3F) composed of cells 5–12×4–10 µm (length×diameter). Erect filaments occasionally branched, with cells from 12–15×5–7 µm to 6–12×4–5 µm in apical parts. Rhizoids not observed. In surface view, cells are rounded, up to 12 µm in diameter. Cell fusions and secondary pit-connections not observed. Gland cells clavate, of variable length, 30–80×8–12 µm (Figure 3G). Tetrasporangia zonate, lateral, elliptical, 35–40×10–12 µm (Figure 3H).

Our observations on the Galician material agree with previous descriptions of this *Halarachnion ligulatum* stage (Newton 1931, Denizot 1968, Dixon and Irvine 1977, Maggs and Guiry 1989).

Habitat and occurrence in the present study: tetrasporangia recorded in January and November. It was recorded in maërl beds growing on living and dead maërl specimens and shells. Depth range: 2–20 m. The gametophytic stage was recorded growing only on the sporophytic stage during summer ("*C. rosea*", Figure 3I). The *Halarachnion ligulatum* stage has been recorded only as an associated species of Atlantic maërl beds (Table 1). It was previously recorded associated with Galician maërl beds (Otero-Schmitt 1993, Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2008), but it was not found in other Galician habitats. On the Galician coast, it can be considered restricted to maërl beds.

***Hildenbrandia* Nardo**

In the present study, two species of this genus were recorded: *Hildenbrandia crouaniorum* and *H. rubra*. Both species were epilithic on pebbles mixed with maërl. According to Irvine and Chamberlain (1994), both species differ mainly in tetrasporangial division: *H. crouaniorum* has zonate tetrasporangia whereas *H. rubra* has irregularly cruciate sporangia. The species *H. occidentalis* Setchell also occurs in Galicia (Bárbara 1994) and Portugal (Ardre 1970), but it was not found associated with maërl beds.

***Hildenbrandia crouaniorum* J. Agardh**
Hildenbrandia canariensis Børgesen
 (Figure 4A)

Crust up to 110 µm in thickness, closely adherent to the substratum, coriaceous. Colour brownish red. Tetrasporangial conceptacles 75–100 µm in diameter. Tetrasporangia zonate, (15–) 30–40 (–50)×8–10 µm (Figure 4A).

The features of the Galician material of *Hildenbrandia crouaniorum* agree with previous descriptions (Rosenvinge 1909, Børgesen 1929, Denizot 1968, Ardre 1970, Irvine and Chamberlain 1994). The diameter of the Galician conceptacles is wider than those recorded in the British Isles (up to 80 µm, Irvine and Chamberlain 1994) but it matches with diameters described by other authors (up to 100 µm in Rosenvinge 1909, and up to 150 µm in Børgesen 1929 and Ardre 1970). However, the tetrasporangial length of the Galician material is greater (15–50 µm vs. 20–32 µm). Similar sizes of zonate tetrasporangia have been recorded for the species *H. occidentalis* in Portugal (Ardre 1970) and Galicia (Bárbara 1994), but the tetrasporangial conceptacles are larger (100–200 µm in diameter), as is crust thickness (350–500 µm thick).

Habitat and occurrence in the present study: tetrasporangial conceptacles recorded throughout the year. This species was rarely recorded, always epilithic on pebbles mixed with maërl. Depth range: 2–13 m. *Hildenbrandia crouaniorum* was not recorded in former studies of maërl associated flora (Table 1). Ours is a new record of the species associated with Galician maërl beds, although it was known from other habitats along the Galician coast (Bárbara et al. 2002, 2005).

***Hildenbrandia rubra* (Sommerfelt) Meneghini**
 (Figure 4B)

Crust coriaceous up to 90 µm in thickness, closely adherent to the substratum. Colour dark red. Tetrasporangial conceptacles isodiametric, 86–108 µm in diameter, tetrasporangia irregularly cruciate, 18–25×10–11 µm (Figure 4B).

The features of the Galician material agree with previous works (Rosenvinge 1909, Denizot 1968, Ardre 1970, Irvine and Chamberlain 1994), which describe obliquely cruciate tetrasporangia (13–35 µm long by 7–15 µm wide). Irvine and Chamberlain (1994) described conceptacles 80–90 µm wide, Rosenvinge (1909) indicated wider conceptacles up to 100 µm in diameter.

Habitat and occurrence in the present study: tetrasporangial conceptacles throughout the year. It was rarely recorded, always epilithic on pebbles mixed with maërl. Depth range: 2–6 m. *Hildenbrandia rubra* has been recorded in Atlantic European maërl beds (Table 1) as well in Galician maërl beds (Donze 1968, Bárbara et al. 2004) and from other habitats off Galician coasts (Bárbara et al. 2002, 2005).

***Peyssonnelia* Decaisne**

According to Denizot (1968) and Kato et al. (2006), *Peyssonnelia* differs from other genera of Peyssonneliaceae in

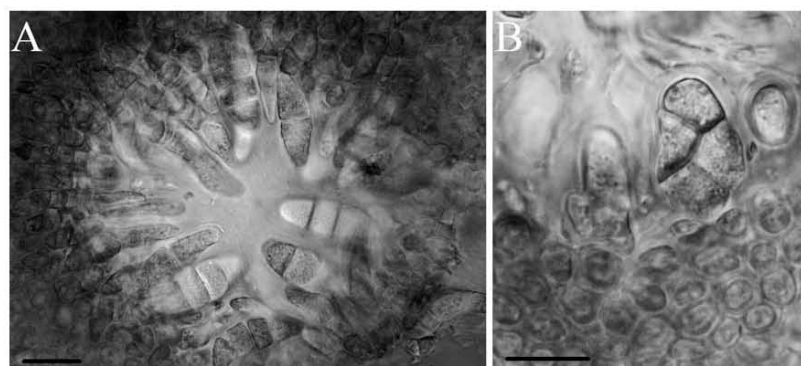


Figure 4 *Hildenbrandia crouaniorum* and *H. rubra*. (A) Zonate tetrasporangia in a conceptacle of *H. crouaniorum*. (B) Tetrasporangia irregularly cruciate in a conceptacle of *H. rubra*. Scale bars: A-B=10 µm.

having rhizoids and a thallus structure composed of a hypothallus (or basal layer) and a perithallus (ascending filaments). In the present study, five species of *Peyssonnelia* were recorded associated with Galician maërl beds and gravel bottoms. The species *P. armorica*, *P. dubyi*, *P. harveyana* and *P. immersa* have rubra-type anatomy (Denizot 1968, Belsher and Marcot 1975, Boudouresque and Denizot 1975, Irvine 1983, Maggs and Irvine 1983, Kato et al. 2005). In radial vertical section (RVS), the ascending filaments (or perithallus according to Denizot 1968) are produced at a wide angle from the upper surface of the basal cell layer (or hypothallial cells). In RVS, the species *P. atropurpurea* has a characteristic anatomy known as the atropurpurea-type (Denizot 1968), which differs from the other species in having ascending filaments growing at a very narrow angle from the basal layer (<30°, Denizot 1968, Belsher and Marcot 1975, Irvine 1983, Maggs and Irvine 1983).

Examination of 5 herbarium sheets [in Leiden herbarium (L0533438-L0533442)] of *Peyssonnelia rubra* from the Ria de Arousa (Donze 1968) revealed 7 specimens, most of which corresponded to *P. dubyi* (5 specimens) whereas the other two specimens were identified as *P. atropurpurea* and *P. immersa*. The specimens we studied did not have cystoliths or multicellular rhizoids, which are characteristic of *P. rubra* (Denizot 1968, Boudouresque and Denizot 1975).

Peyssonnelia armorica (P. Crouan et H. Crouan)

Weber-van Bosse

Cruoriella armorica P. Crouan et H. Crouan (Figure 5)

Crust up to 300 µm in thickness, closely adherent to the substratum, but with loose margins (Figure 5A). Colour bright red to pink. Rhizoids scarce, unicellular 10–30 × 7–15 µm (length × diameter), arising from the anterior parts of basal cells. Hypobasal calcification scarce (<10 µm

thick). Hypothallial filaments polyflabellate (Figure 5B). In radial vertical sections, thallus anatomy is rubra-type (Figure 5C). The hypothallial cells are 7.5–15 (–25) × 5–12 (–25) µm, perithallial filaments are sometimes pseudodichotomously branched from 2nd to 3rd cell. They are composed of 11–12 cells, from (7.5–) 12.5–25 × (5–) 7.5–10 µm to 2.5–7.5 × 2.5–5 (–7.5) µm in apical cells. In surface view, cells are rounded, 5–10 µm in diameter (Figure 5D). *Peyssonnelia armorica* resembles *Cruoria cruoriaeformis* in texture, but it is less easily squashed under pressure. Male sori consisting of spermatangial filaments disposed on the apical part of perithallial filaments, 15–18 (–33) × 7–8 µm, composed of biseriate chains of spermatangia, 5–6 × 3–4 µm (Figure 5E). Mature female sori slightly elevated up to 100 µm high. Branched chains of at least 9 carposporangia occur laterally on perithallial filaments (Figure 5F), each carposporangium measures 17–25 × 12–16 µm. Paraphyses branched or unbranched composed of 5–7 cells, more slender than other cells, 2–4 µm in diameter. Tetrasporangia cruciate, in immersed sori, not elevated (Figure 5G), terminal on perithallial filament with a stalk cell or laterally borne if occurring after pseudodichotomy (Figure 5H,I), ellipsoidal to elongate, 50–125 × 20–25 µm. Paraphyses branched or unbranched, 5–8 cells in length, more slender than other cells, 3–7 µm in diameter.

Our observations of Galician specimens agree with previous descriptions of *Peyssonnelia armorica* (Børgesen 1929, Feldmann 1939, Denizot 1968, Guimarães and Fujii 1999, Kato et al. 2005). Although Denizot (1968) found carposporangial and spermatangial structures together in the same sorus, we found both in separate sori, as Kato et al. (2005) described in Japanese specimens. Børgesen (1929) and Feldmann (1939) illustrated terminal tetrasporangia in specimens from the Canary Islands and Mediterranean France. Based on the work of Marcot-Coquegniot (1980),

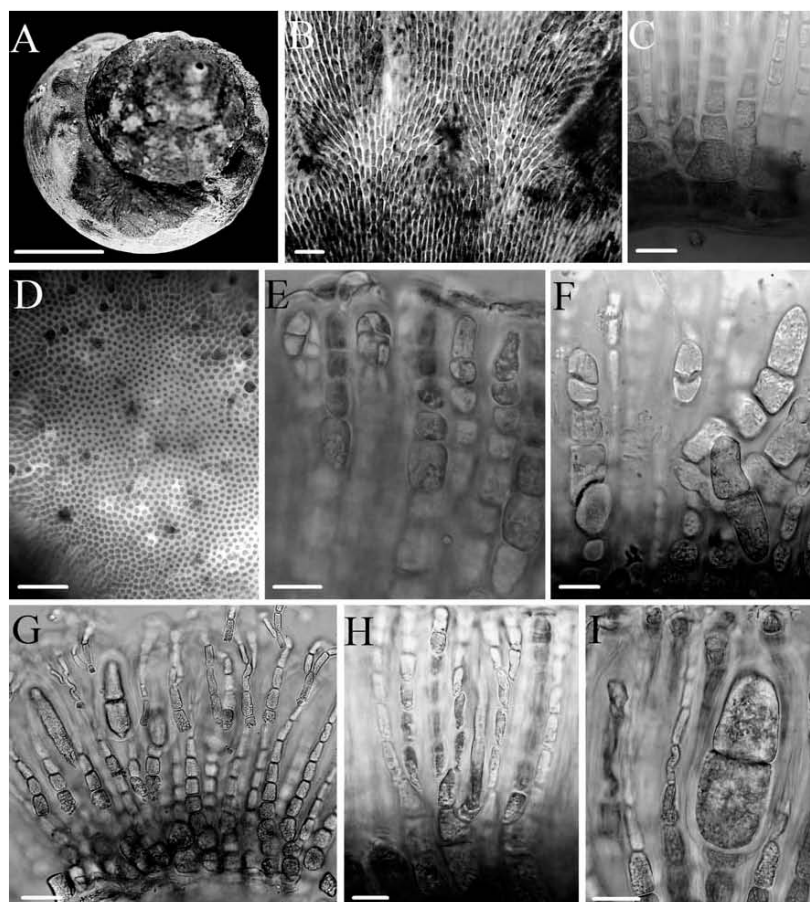


Figure 5 *Peyssonnelia armorica*.

(A) Specimen growing on dead shell. (B) Polyflabellate basal layer in surface view from below. (C) Hypothallial cells and perithallial filaments pseudichotomously branched (RVS). (D) Surface view of the thallus with tetrasporangia. (E) Spermatangial filaments on the apical part of perithallial filaments (RVS). (F) Branched chains of carposporangia lateral on perithallial filaments (VS). (G) Tetrasporangial sori (RVS). (H) Tetrasporangium initial laterally borne (VS). (I) Terminal cruciate tetrasporangium (RVS). Scale bars: A=1 cm; B, G=50 µm; C, H–I=20 µm; D=100 µm; E–F=10 µm. RVS, radial vertical section of the thallus; VS, vertical section of the thallus.

Kato et al. (2005) described terminal tetrasporangia of the “*rara-avis* type” in Japanese plants, whereas Guimarães and Fujii (1999) found lateral tetrasporangia in Brazilian specimens, which were assigned to “*codama*-type”. In the Galician plants, we found both types, terminal tetrasporangia and, occasionally, lateral ones. Galician tetrasporangia were longer than those observed in previous works, being larger than the largest reported in Brazilian material (up to 125 µm vs. 70 µm, Guimarães and Fujii 1999). The spermatangia of

Galician specimens are larger than those observed in Japanese plants (up to 6×4 µm vs. 4×2 µm in Kato et al. 2005). The carposporangia of Galician specimens are smaller (up to 25×16 µm vs. 30×36 µm in Kato et al. 2005).

Habitat and occurrence in the present study: reproductive structures were found throughout the year. It was abundant on maërl beds and gravel, growing on maërl, both living and dead, and shells as well as epizoic on living gastropods (Figure 5A). Depth range: 1–20 m. *Peyssonnelia armorica*

has been recorded as associated with Atlantic and Mediterranean maërl beds (Table 1). The Galician plants represent a new record for the Atlantic Iberian Peninsula.

***Peyssonnelia atropurpurea* P. Crouan et H. Crouan (Figure 6A–D)**

Crust adherent, up to 200 µm thick, with loose margins, especially in dried material. Red to pale pink in colour, with concentric rings on surface when dried (Figure 6A). Hypobasal calcification scarce, 10–20 µm thick. Rhizoids abundant arising from the anterior ends of basal cells, unicellular, long, 50–120×10 µm (length×diameter, Figure 6B). In surface view from below, hypothallial filaments are arranged in parallel radial rows, cells elongate, 5 µm in diameter (Figure 6C). In radial vertical sections, the thallus has *atropurpurea*-type anatomy, the perithallial filaments arise from the anterior ends of hypothallial cells at a very narrow angle (Figure 6B). Hypothallial cells are 10×25 µm, perithallial cells are 25×10 µm to 5–10×10 µm in the apical part. Spermatangial sori were not observed. Carpogonial sori immersed. Carpogonial and auxiliary cell branches 17×5 µm, borne laterally on unbranched paraphyses composed of 7 cells (Figure 6D). Tetrasporangial sori not observed.

Galician specimens agreed well with previous descriptions of this species from Atlantic regions (Newton 1931, Belsher and Marcot 1975, Irvine 1983, Maggs and Irvine 1983). However, the Galician material did not reach the thickness recorded previously (up to 728 µm thick in Belsher and Marcot 1975), nor the greater hypobasal calcification usually reported for this species (up to at least 110 µm thick in Irvine 1983). On the other hand, Belsher and Marcot (1975) observed that the hypobasal calcification thickness varied from absent to 175 µm thick depending on the specimen studied and the distance from margin.

Habitat and occurrence in the present study: female structures observed in November. Found on maërl beds and gravel, growing on maërl and dead shells. Depth range: 2–14 m. It was scarce compared to other *Peyssonnelia* species. *P. atropurpurea* has been recorded associated with Mediterranean maërl beds (Table 1). Among Atlantic maërl beds, it has been recorded only in Galician beds (Donze 1968, Bárbara et al. 2004). This species has also been recorded in other Galician habitats (Bárbara et al. 2002, 2005) and it was identified as *P. rubra* by Donze (1968).

***Peyssonnelia dubyi* P. Crouan et H. Crouan (Figure 6E–I)**

Crust up to 200 µm in thickness, closely adherent and margins closely appressed to the substratum. Colour dark red to brownish, surface wrinkled especially in dried specimens. Rhizoids unicellular, 25–32×5–7.5 µm (length×diameter). Calcification hypobasal, up to 25 µm thick. Hypothallial filaments polyflabellate (Figure 6E). In radial vertical section (Figure 6F), the thallus shows *rubra*-type anatomy, with pseudodichotomously branched perithallial filaments rising from hypothallial cells at a very wide angle (>60°). Hypo-

thallial cells boot-shaped, 13–25 (–50)×10–25 (–50) µm; the perithallial cells are 10–20×10–12 µm to 5–10×5–12.5 µm. In surface view, apical cells are polygonal, 7.5–12 µm in diameter and contain starch grains. Spermatangial sori slightly elevated, 70 µm high, composed of groups of terminal spermatangia 3–4 µm in diameter (Figure 6G). Mature carposporangial sori are conspicuous (Figure 6H), up to 120 µm in height, with chains of 2–4 carposporangia 50–80×15–20 µm, each carposporangium measures 12–15×15 µm, unbranched paraphyses composed of 5 cells in length, 3–5 µm in diameter. Tetrasporangial sori up to 125 µm in height, containing tetrasporangia, which are cruciate, terminal on sterile filaments, 40–80×25–50 µm. Paraphyses unbranched, more slender than other sorus filaments, composed of 4 cells, 3–9 µm in diameter (Figure 6I).

Galician specimens of *Peyssonnelia dubyi* agree with previous descriptions (Newton 1931, Denizot 1968, Boudouresque and Denizot 1975, Irvine 1983, Maggs and Irvine 1983). It is described as a monoecious species with male and female structures in the same sorus (Boudouresque and Denizot 1975, Irvine 1983), but we observed both structures in separate sori. Marcot et al. (1977) pointed out that tetrasporangial sori of Mediterranean specimens have branched paraphyses, but in our study we observed only unbranched paraphyses, which agrees with the descriptions of Atlantic specimens (Irvine 1983).

Habitat and occurrence in the present study: fertile structures recorded throughout the year. It was collected in maërl beds and gravel. It was abundant on dead maërl and dead shells, and rare on living maërl and pebbles. Depth range: 1–26 m. *Peyssonnelia dubyi* has been recorded as a species associated with Atlantic and Mediterranean maërl beds (Table 1). This species was also recorded in Galician maërl beds by Bárbara et al. (2004) and identified as *Peyssonnelia rubra* by Donze (1968).

***Peyssonnelia harveyana* P. Crouan et H. Crouan ex J. Agardh (Figure 7)**

Crust up to 400 µm thick, closely adherent, with margins free, especially in dried specimens (Figure 7A). Bright to dark red colour, radial markings on the surface are conspicuous, occasionally with concentric, alternating pale and dark bands. In surface view, hypothallial filaments are arranged in parallel, sometimes sinuous, rows (Figure 7B). Rhizoids unicellular, long, (27–) 40–100 (–120)×(5–) 9–12 (–15) µm (length×diameter), arising generally from the central parts of hypothallial cells, occasionally from the anterior ends (Figure 7C). Hypobasal calcification present. In radial vertical section, the thallus anatomy is *rubra*-type; perithallial filaments pseudodichotomously branched, arising from the hypothallial cells at a very wide angle (>60°). Hypothallial cells boot-shaped, (10–) 12–25 (–50)×10–20 µm, perithallial cells from 10–20×10–18 µm to 7–8×8–12 µm in the apical part (Figure 7C). In surface view, apical cells are polygonal, 7–15 µm in diameter. Spermatangial sori colourless, mucilaginous, elevated up to 70 µm high, con-

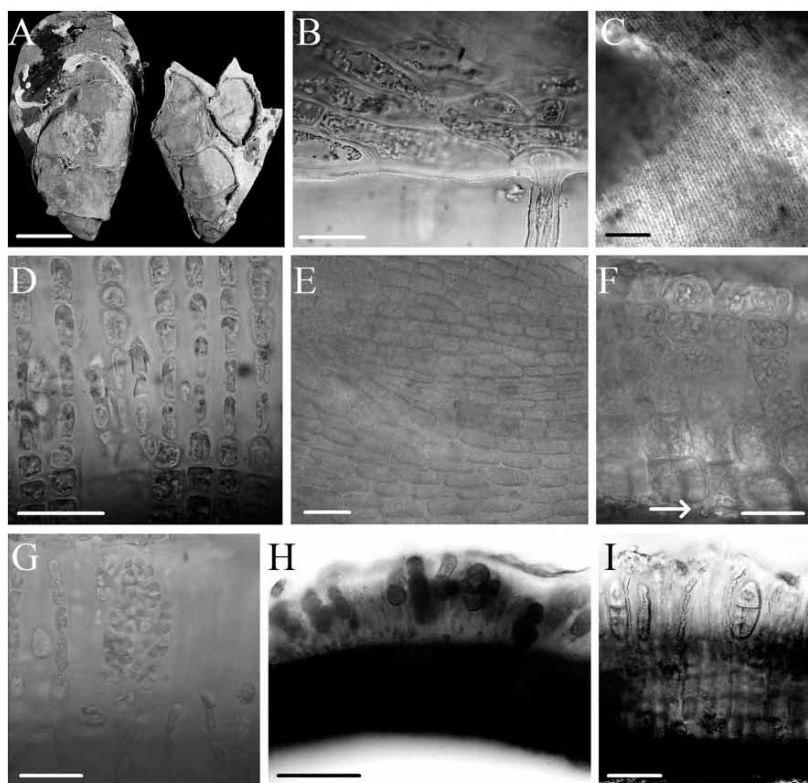


Figure 6 *Peyssonnelia atropurpurea* and *P. dubyi*.

(A–D) *Peyssonnelia atropurpurea*: (A) Specimens growing on dead shells. (B) Unicellular rhizoid issuing from anterior end of basal cell (RVS). (C) Hypothallial filaments in parallel rows in surface view from below. (D) Carpogonial and auxiliary cell branches (RVS). (E–I) *Peyssonnelia dubyi*: (E) Hypothallial filaments polyflabellate in surface view from below. (F) Hypothallial cells giving rise perithallial filaments at a wide angle and short rhizoids (arrow) (RVS). (G) Terminal spermatangia within the sorus (RVS). (H) Female sorus containing chains of carposporangia (RVS). (I) Sorus with cruciate tetrasporangia (RVS). Scale bars: A=2 cm; B, D–G=20 μ m; C, H–I=100 μ m. RVS, radial vertical section of the thallus.

taining chains of paired spermatangial filaments without associated paraphyses, each spermatangium measures 2.5 μ m in diameter (Figure 7D). Mature carposporangial sori very conspicuous, mucilaginous, up to 200 μ m in height, chains of 2–3 carposporangia 150–175 \times 45–70 μ m, each (30–) 40–70 \times 25–50 μ m (Figure 7E). Slender sorus filaments and paraphyses unbranched, composed of 8–10 elongate cells, 2–5 μ m in diameter. Tetrasporangial sori raised, up to 140 μ m in height, tetrasporangia cruciate, terminal on perithallial filaments with a stalk cell, elongate, 75–120 (–150) \times 25–45 μ m (Figure 7F). Paraphyses unbranched or rarely branched, more slender than the remainder of the

filaments, composed of 5–6 elongate cells, 3–5 μ m in diameter.

Galician specimens of *Peyssonnelia harveyana* agree with descriptions from the European Atlantic coast (Ardre 1970, Marcot and Boudouresque 1976, Irvine 1983, Maggs and Irvine 1983), Mediterranean (Feldmann 1939, Boudouresque and Denizot 1975, Marcot-Coqueugniot 1980, Athanasiadis 1987) and from Japan (Kato et al. 2005). Both, Ardre (1970) and Athanasiadis (1987) reported trichocytes in their descriptions, which have not been confirmed by other workers, including ourselves. Kato et al. (2005) pointed out that *P. harveyana* is monoecious, while Irvine (1983) indicated that

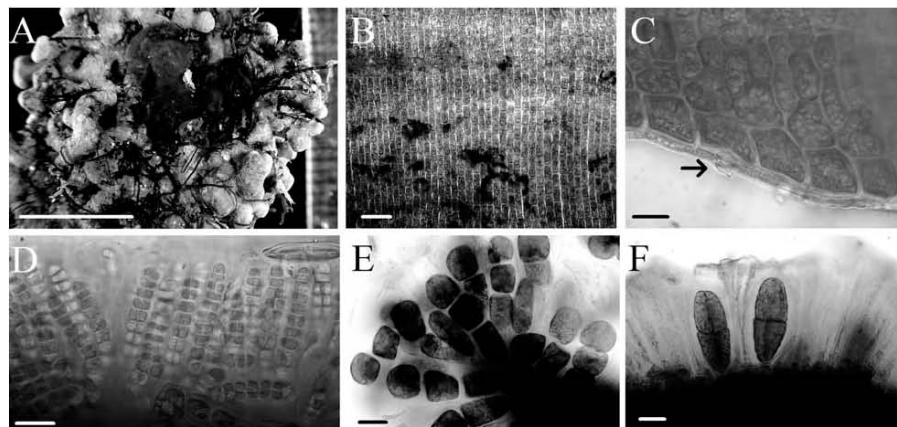


Figure 7 *Peyssonnelia harveyana*.

(A) Specimen growing on *Phymatholithon calcareum*. (B) Hypothallial filaments in parallel rows in surface view from below. (C) Rhizoid issuing from central part of the boot-shaped hypothallial cell (arrow) (RVS). (D) Spermatangial sorus containing chains of paired spermatangial filaments. (E) Carposporangial sorus containing chains of 2–3 carposporangia. (F) Tetrasporangial sorus with cruciate tetrasporangia among paraphyses (RVS). Scale bars: A=1 cm; B, E–F=50 µm; C–D=20 µm. RVS, radial vertical section of the thallus.

sexual structures can be found in the same sorus or in separate sori. According to our observations, the Galician material of *P. harveyana* is dioecious since the reproductive structures were found in separate plants.

Galician material has terminal tetrasporangia, which agrees with descriptions provided in Denizot (1968) and Irvine (1983), although Marcot-Coquegniot (1980) pointed out the existence of both tetrasporangial types (lateral and terminal) for the “*harveyana*-complex”, as did Kato et al. (2005) for Japanese plants. We observed longer carposporangia (40–70 µm) than those recorded by Irvine (1983) and Kato et al. (2005), which ranged 25–60 µm in length.

Habitat and occurrence in the present study: fertile plants present throughout the year. Found in maërl beds and gravel, growing on live and dead maërl, on dead shells and sometimes on pebbles. Depth range: 1–27 m. *Peyssonnelia harveyana* has been recorded as a species associated with Atlantic and Mediterranean maërl beds (Table 1). Off the Atlantic Iberian Peninsula, it was recorded in Portugal (Ardre 1970) and the Basque Country (Gorostiaga et al. 2004). The present record of *P. harveyana* is the first for the Galician coast.

***Peyssonnelia immersa* Maggs et L.M. Irvine**

(Figure 8)

Crust up to 225 µm in thickness, closely adherent and margins very appressed (Figure 8A,B). Colour bright red to brownish. Surface with radial striae. In surface view from below, hypothallial filaments are arranged in parallel, sometimes sinuous rows (Figure 8C). In radial vertical section,

the thallus has *rubra*-type anatomy (Figure 8D); the perithallial filaments, which are pseudodichotomously branched from the first perithallial cell, arise from the hypothallial cells at a very wide angle (>60°). Hypothallial cells are boot-shaped, 10–25 (–35)×10–35 µm (length×diameter), the perithallial cells are 10–35×10–20 µm to (4–) 5–10 (–12)×(4–) 5–7.5 (–10) µm. Rhizoids unicellular, 20–25×8–10 µm, arising from the anterior end of the hypothallial cells (Figure 8E). Calcification hypobasal, up to 10 µm thick. In surface view, apical cells are rounded, elongate, 10–20×10 µm wide. Spermatangial sori not observed. Carposporangial sori immersed (Figure 8F), slightly elevated when mature (up to 50 µm high). They are composed of chains of 2–3 (–4) carposporangia, each 20–25×20–25 µm (Figure 8G). Paraphyses unbranched, 4–6 celled, more slender than other filaments, 2–7 µm in diameter. Tetrasporangial sori immersed, tetrasporangia terminal on broader perithallial filaments (Figure 8H). Only the initial stage of the tetrasporangia (Figure 8I) was observed, when they resembled zonately divided tetrasporangia, (25–) 30–35×10–15 (–20) µm. Associated paraphyses unbranched, more slender than other filaments, are composed of 7 cells, 2–6 µm in diameter.

The Galician specimens of *Peyssonnelia harveyana* match the descriptions given by Maggs and Irvine (1983) and Athanasiadis (1987), although these authors pointed out longer unicellular rhizoids (up to 40 µm long) than those observed in the Galician plants (up to 25 µm long). Maggs and Irvine (1983) reported 3–5 carposporangia, each up to 35 µm in diameter, whereas in the Galician material, 2–3 (–4) carpo-

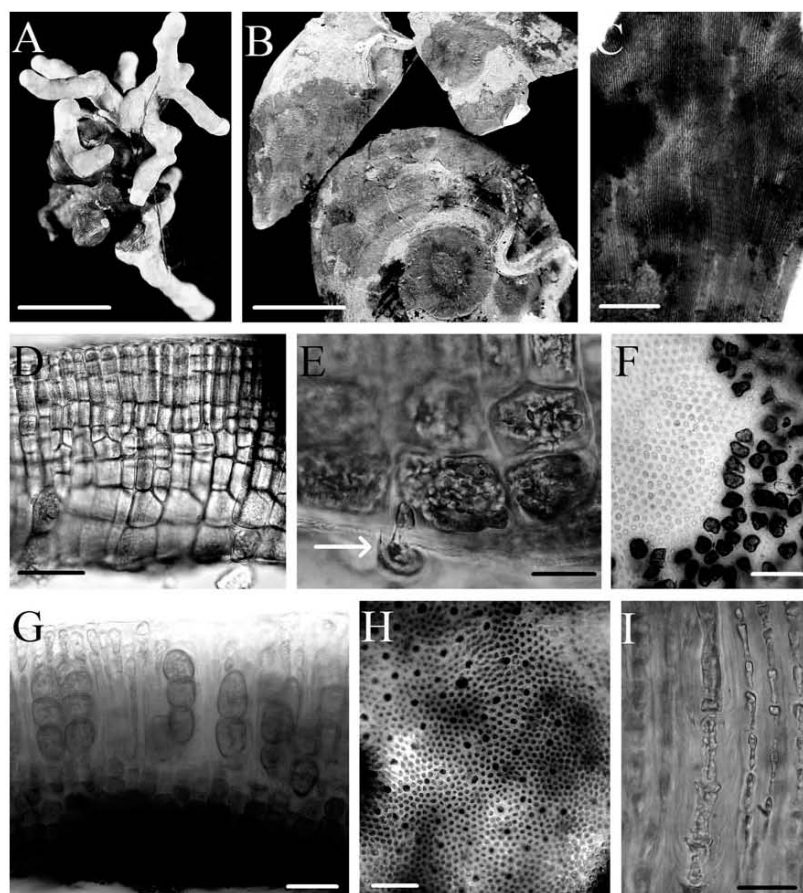


Figure 8 *Peyssonnelia immersa*.

(A, B) Specimens growing on *Phymatholithon calcareum* and dead shells, respectively. (C) Hypothallial filaments arranged in parallel to sinuous rows in surface view from below. (D) Perithallial filaments pseudodichotomously branched arising from the hypothallial cells at a very wide angle (RVS). (E) Unicellular rhizoid arising from anterior end of hypothallial cell (arrow) (RVS). (F) Female sori in surface view. (G) Female sori immersed containing chains of 2–3 carposporangia (RVS). (H) Tetrasporangial sori in surface view. (I) Tetrasporangium initial that resembles zonately-divided configuration (RVS). Scale bars: A, B=1 cm; C, H=100 µm; D, F–G, I=50 µm; E=10 µm. RVS, radial vertical section of the thallus.

sporangia were recorded, each 20–25 µm wide. Tetrasporangial measures cannot be compared with previous works because only tetrasporangial initials were observed in the present study; however, the observation of immersed tetrasporangial sori with unbranched paraphyses composed of 7 cells agrees with descriptions provided in Maggs and Irvine (1983). According to Maggs and Irvine (1983) and Athanasiadis (1987), *P. immersa* is monoecious, but we could not

confirm this observation in the Galician specimens since only female structures were found.

Habitat and occurrence in the present study: female structures recorded throughout the year, tetrasporangia observed in May, June and December. It was collected on maërl beds and gravel, abundant on dead shells, but it also occurs on living maërl and pebbles. Depth range: 2–26 m. *Peyssonnelia immersa* has been found associated with Atlantic maërl

beds (Table 1). The present study represents the first record of this species for the Iberian Peninsula. Donze (1968) identified it as *Peyssonnelia rubra*.

Ochrophyta

Cutleria multifida (Turner) Greville

"*Aglaozonia parvula*" (Greville) Zanardini stage (Figure 9)

Thallus up to 125 μm thick, loosely attached to the substratum, membranous to sub-coriaceous, with an entire, rounded margin, and characteristic overlapping lobes. Colour olive-brown. Rhizoids multicellular, up to $175 \times 10 \mu\text{m}$ (length \times diameter, Figure 9A). Thallus parenchymatous composed of colourless medullary cells $35 \times 75 \mu\text{m}$. Cortical cells smaller, upper cells $15 \times 25 \mu\text{m}$, and lower cells $10 \times 25 \mu\text{m}$. Unilocular sporangia, elongate-pyriform, up to $50 \times 12 \mu\text{m}$, arranged in raised sori on the upper surface (Figure 9B).

Galician specimens match those of Newton (1931), Hamel (1938) and Fletcher (1987), although the unilocular sporangia recorded in the present study are longer than those described for the French coast (up to 18 μm high, Hamel 1938) and in the British Isles (37 μm high, Fletcher 1987).

Habitat and occurrence in the present study: unilocular sporangia recorded in February and June. "*Aglaozonia parvula*" was collected in maërl beds and gravel, more abundant on dead shells, occasionally on living and dead maërl and pebbles. Depth range: 1–18 m. It has been found only in Atlantic European maërl beds (Table 1), including the Galician maërl beds (Miranda 1934, Otero-Schmitt and Pérez-Cirera 2002, Bárbara et al. 2004, Peña and Bárbara 2008) and other Galician habitats (Bárbara et al. 2002, 2005).

Petroderma maculiforme (Wollny) Kuckuck

Lithoderma lignicola Kjellman (Figure 10)

Crust up to 150 μm thick, adherent to the substratum, gelatinous but firm (Figure 10A). Colour dark brown. Multicel-

lular rhizoids were occasionally observed, up to $10 \times 5 \mu\text{m}$ (length \times diameter). In surface view, cells are rounded, 10–15 μm in diameter, ascocyst-like cells are 20 μm in diameter (Figure 10B). In section, the thallus is composed of a monostromatic basal layer, occasionally 2-celled, $15\text{--}20\text{--}25 \times 5\text{--}10\text{--}12 \mu\text{m}$. Erect filaments, unbranched or sparsely branched, easily separable under pressure (Figure 10C). They are composed of up to 11 cells, from $10\text{--}15 \times 9\text{--}10\text{--}12 \mu\text{m}$ to $7.5\text{--}14 \times 7\text{--}10 \mu\text{m}$ in the apical part; plastid lobed, parietal. Densely pigmented ascocyst-like cells frequent among filaments, either terminal or intercalary, $25\text{--}37 \times 10\text{--}12 \mu\text{m}$ (Figure 10D). Unilocular sporangia terminal on erect filaments, up to $18 \times 11 \mu\text{m}$, without associated paraphyses (Figure 10E). Plurilocular sporangial initials terminal, without associated paraphyses, up to $18 \times 14 \mu\text{m}$ (Figure 10F).

The Galician specimens agree with descriptions from North America (Edelstein and McLachlan 1969, Wynne 1969, Abbott and Hollenberg 1976, Wilce et al. 1970) and the British Isles (Fletcher 1987). The unilocular sporangia of Galician plants agree with the diameter range (10–15 μm) described by Edelstein and McLachlan (1969), Wynne (1969), Abbott and Hollenberg (1976) and Fletcher (1987). Based on Wilce et al. (1970), the diameter range of the unilocular sporangia is variable, from 7 μm to 19 μm . However, the Galician thalli occasionally have a 2-celled basal layer instead of the monostromatic basal layer observed by previous authors. Fletcher (1987) recorded longer erect filaments up to 400 μm in length, which were composed of 25–37 cells; Edelstein and McLachlan (1969) and Wilce et al. (1970) described thalli up to 550 and 460 μm in thickness, respectively. The Galician thalli reached only 150 μm thickness, and were composed of up to 11 cells; Wynne (1969) also described thinner crusts, up to 85 μm thick and composed of up to 11 cells. The erect filaments of Galician thalli are similar in diameter to specimens described by Edelstein and McLachlan (1969, 10–15 μm in diameter) and Wilce et al. (1970, 6–14 μm in diameter), but they are wider than those recorded in other works (up to 10.5 μm – Wynne 1969, Abbott and Hollenberg 1976, Fletcher 1987). Hairs were not observed in the Galician material, and these were

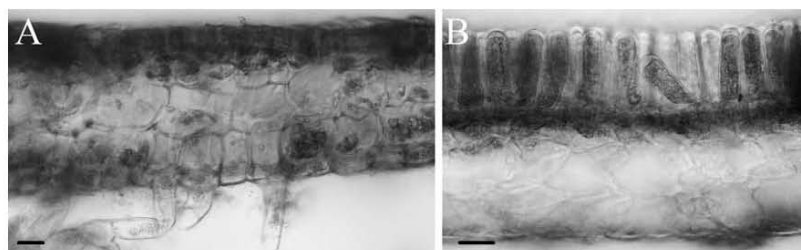


Figure 9 *Cutleria multifida* ("Aglaozonia parvula") stage. (A) Colourless medullary cells and multicellular rhizoids (RVS). (B) Unilocular sporangia in raised sori (RVS). Scale bars: A–B = 10 μm . RVS, radial vertical section of the thallus.

also absent in Californian thalli (Wynne 1969, Abbott and Hollenberg 1976). Fletcher (1987) described the presence of hairs, which were abundant on young specimens (Edelstein and McLachlan 1969). But Wilce et al. (1970) indicated that hairs were infrequent and not arranged in clusters. On the other hand, Wynne (1969), Edelstein and McLachlan (1969) and Abbott and Hollenberg (1976) did not mention terminal and intercalary ascocyst-like cells, which are described from the British Isles (Fletcher 1987) and Galicia (present study). Wilce et al. (1970) described ascocyst-like cells, although they indicated that their presence is not a common feature. Waern (1949) detected ascocyst-like cells in the original material that were similar to those described by Skottsberg (1921). Edelstein and McLachlan (1969) observed collar-like remnants of old sporangial walls along the filaments, which were proposed as characteristic of the genus *Petroderma* by Waern (1949). This feature, which was not observed in the Galician material, was related with proliferation of terminal cells associated to sporangial production, but only in non-lichenized plants (Sanders et al. 2005). *Petroderma maculiforme* was described as a phycobiont of the marine lichen *Verrucaria tavaresiae* Moe (Wynne 1969).

Habitat and occurrence in the present study: sporangia observed in June (unilocular) and December (plurilocular). Rarely collected in maërl beds and gravel, growing on dead shells and, occasionally, on dead maërl and pebbles. Depth

range: 2–20 m. *Petroderma maculiforme* is a new record for the Iberian Peninsula and it has not been previously recorded as associated species with maërl beds (Table 1).

Phycocelis foecunda Strömfelt

Ascocyclus foecundus (Strömfelt) Cotton

Ascocyclus sphaerosporus Sauvageau

Ascocyclus distromaticus Taylor

Chilionema foecundum (Strömfelt) Fletcher

Hecatonema foecundum (Strömfelt) Loiseaux

(Figure 11)

Crustose thallus up to 125 μm thick, dark brown in colour. Composed of vertical filaments easily squashed under pressure, occasionally branched, up to 17 cells long. Basal layer distromatic, composed of rectangular cells (14–) 21–25 \times (8–) 11–14 μm (length \times diameter, Figure 11A). Rhizoids not observed. Erect filaments have square cells 8–11 μm in diameter, plastid lobed, parietal. Hairs scarce, up to 130 μm long, arising from basal layer (Figure 11A). Ascocyst-like cells common, terminal on distromatic basal layer, elliptical, highly pigmented, 32–40 \times 20 μm (Figure 11B). In surface view from below, thalli are composed of spreading branched filaments (Figure 11C). In surface view, apical cells are rounded, 7 μm in diameter (Figure 11D). Plurilocular sporangia terminal on basal cells and erect filaments, sessile

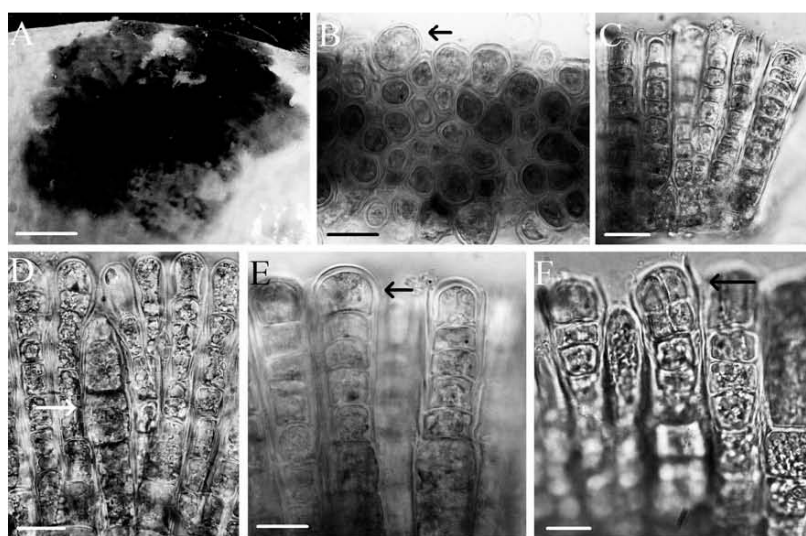


Figure 10 *Petroderma maculiforme*.

(A) Specimen growing on a dead shell. (B) Ascocyst-like cells among filament cells in surface view (arrow). (C) Erect filaments sparsely branched (VS). (D) Ascocyst-like cells highly pigmented among erect filaments (arrow) (VS). (E) Unilocular sporangia terminal (arrow) on erect filaments, without associated paraphyses (VS). (F) Initial plurilocular sporangia terminal (arrow) on erect filaments, without associated paraphyses (VS). Scale bars: A=1 mm; B–C=20 μm ; D–F=10 μm . VS, vertical section of the thallus.

or 1-celled stalk, 75–80×18–21 µm, composed of 2–4 locular series, each loculus 5×7 µm (Figure 11E,F).

Although Galician material corresponds to *Phycocelis foecunda*, it was collected growing on dead shells and not epiphytically, as described by previous authors (Newton 1931, Hamel 1935, Taylor 1957, Loiseaux 1967, Fletcher 1987). Another difference was found in the length of plurilocular sporangia. Whereas Hamel (1935), Taylor (1957) and Fletcher (1987) indicated plurilocular sporangia 55–59 µm long, in the Galician plants they measured up to 80 µm in length; however, Loiseaux (1967) recorded plurilocular sporangia 50–100 µm in length. Furthermore, Fletcher (1987) described biserial or triserial plurilocular sporangia, whereas Galician specimens have plurilocular sporangia composed of up to 4 loculi series, as illustrated by Loiseaux (1967). Since Galician material agreed with most of the features described for this species (except for the epiphytic habit), and great variability was detected in the literature, we assigned the Galician specimens to *P. foecunda*.

Habitat and occurrence in the present study: it was collected in two maërl beds growing on dead shells. Depth range: 8–9 m depth. *Phycocelis foecunda* is a new record for the Iberian Peninsula and it has not been previously recorded as associated species to maërl beds (Table 1).

***Pseudolithoderma roscoffense* Loiseaux (Figure 12)**

Crust up to 125 µm in thickness, closely adherent to the substratum (Figure 12A). Colour light brown. In vertical section, unbranched erect filaments firmly adjoined up to 16–17 cells in length, enclosed by a surface cuticle 5 µm thick. Basal cells of filaments rectangular, 35×8 µm (length×diameter). Rhizoids not observed. The remainder of the filament cells are almost square, 8–9×9–10 µm, except the apical cells which are shorter and 5×10 µm. In surface view, filament cells are polygonal, 11–14 µm in diameter (Figure 12B). Ascocysts-like cells not observed. Plurilocular sporangia raised, terminal on erect filaments (26–) 30–40×12–15 µm. In vertical section, they are biserial, with straight dividing walls up to 7 loculi long (Figure 12C); in surface view they appear multiserial. Plurilocular sporangial initials pyriform, 30×7 µm, resemble paraphyses among the mature sporangia (Figure 12C). Unilocular sporangia not observed.

Galician specimens agree with the descriptions of Loiseaux (1968), Fletcher and Maggs (1985) and Fletcher (1987). Based on specimens collected in Roscoff, Loiseaux (1968) described plurilocular sporangia composed of four series in surface view, which seemed biserial in vertical section. However, Fletcher and Maggs (1985) illustrated multiserial plurilocular sporangia in specimens from Ireland, and Fletcher (1987) described bi- to multiserial plurilocular sporangia in specimens from the British Isles. Fletcher (1987) also described terminal ascocysts-like cells, but they were rare. On the other hand, he indicated longer filaments (up to 30 cells, 190 µm long), whereas Loiseaux (1968) reported fil-

aments composed of 20 cells, and Fletcher and Maggs (1985) observed filaments with 19 cells (up to 170 µm thick).

According to Fletcher (1987), *Pseudolithoderma roscoffense* differs from *P. extensum* (P. Crouan et H. Crouan) Lund in having biserial to multiserial plurilocular sporangia composed of loculi with straight cross walls. The species *Stragularia clavata* (Harvey) Hamel also has plurilocular sporangia, but they are rare, shorter (up to 20 µm long, 7 loculi) and mostly uniserial or partly biserial (Fletcher 1987).

Habitat and occurrence in the present study: it was collected once in a maërl bed, at 4 m depth, living on dead shells. *Pseudolithoderma roscoffense* is a new record for the Iberian Peninsula and it has not been previously recorded as associated species with maërl beds (Table 1). Nevertheless, *P. extensum* has been recorded in the Atlantic maërl beds and, in Galicia, was reported from intertidal localities (Donze 1968, Bárbara et al. 2005).

***Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link
“*Microspongium gelatinosum*” Reinke stage (Figure 13)**

Thallus crustose, up to 200 µm thick, firmly adherent to the substratum without rhizoids (Figure 13A). Texture spongy and colour dark brown. Basal layer monostromatic occasionally 2-celled, composed of cells mostly rectangular, 10×5 (–8) µm (length×diameter). Erect filaments up to 20 cells, sparsely branched and easily separable under pressure (Figure 13B), each cell 8–9×8 µm. In surface view, cells are rounded, somewhat polygonal, 7–10 µm in diameter. Unilocular sporangia in extensive sori, borne at the bases of paraphyses, elongate, 50–80×15–20 µm, sessile or on unicellular pedicel (Figure 13C,D). Paraphyses are multicellular, clavate, 60–90×8 µm (Figure 13E).

According to Fletcher (1987) and Parente et al. (2003), “*Microspongium gelatinosum*” is considered to be the sporophytic stage of *Scytosiphon lomentaria*, although Wynne (1969) observed *Ralfsia*-like crusts as the associated stage of Pacific thalli of *S. lomentaria*. The Galician material agreed with general features described for specimens from Ireland and Britain (Fletcher and Maggs 1985, Fletcher 1987), the Azores (Parente et al. 2003) and the Aegean Sea (Athanasiadis 1987). However, crust thickness is very variable. While Azorean crusts were up to 108 µm thick, Galician and Mediterranean thalli were up to 200 µm; in Ireland and Britain, crusts were thicker (285 µm and 500 µm in thickness, respectively). In Galician specimens, the basal layer was 1–2 cells thick; in the Aegean Sea, specimens have a polystromatic basal layer (2–3 cells thick), whereas those from the Azores and Britain have a monostromatic basal layer. The Azorean material has larger basal cells (10–26 µm long by 6–10 µm wide) and elongated upper cells (8–34 µm long by 8–12 µm wide). In Britain and Ireland, Fletcher and Maggs (1985) and Fletcher (1987) described erect filaments comprising mainly rectangular basal cells of 5–10 µm in diameter. Galician thalli agreed with Fletcher’s description in having unilocular sporangia both sessile and pedicellate

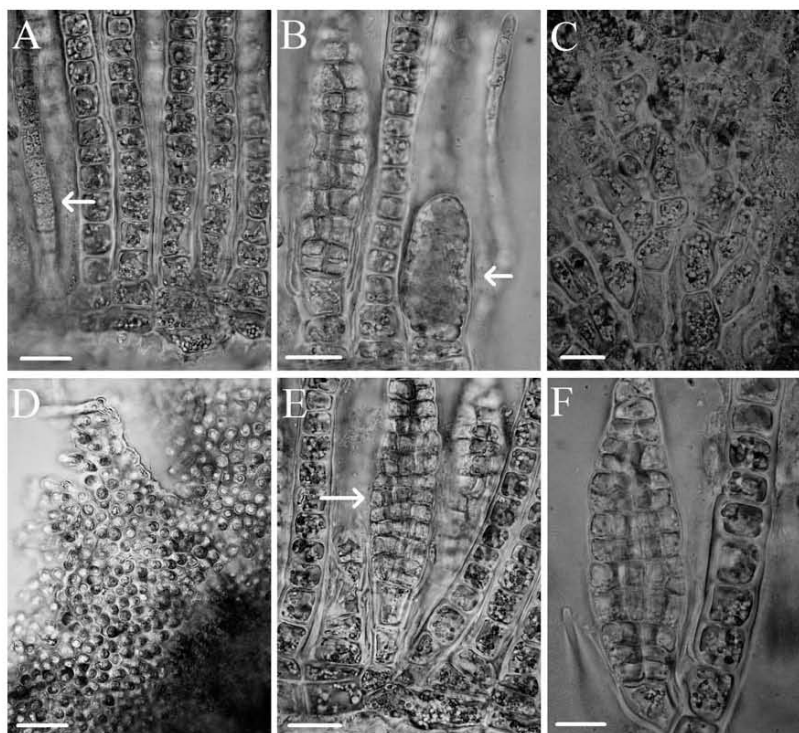


Figure 11 *Phycocelis foecunda*.

(A) Hair among erect filaments (arrow) (VS). (B) Ascocyst-like cell terminal (arrow) on distromatic basal layer (VS). (C) Spreading filaments branched in surface view from below. (D) Filament cells in surface view. (E) Plurilocular sporangia terminal on basal cells (arrow) (VS). (F) Plurilocular sporangium pedicellated on erect filament (VS). Scale bars: A–B, F=10 µm; C, E=20 µm; D=50 µm. VS, vertical section of the thallus.

(1-celled vs. 1–3-celled, respectively); in the Azorean material only sessile unilocular sporangia were observed. On the other hand, Galician specimens have shorter paraphyses (60–90 µm long) compared with those observed by Fletcher (1987, 95–170 µm long). Previous studies reported the crust stage of *Scytosiphon lomentaria* from the intertidal, sometimes in association with other crustose brown algae such as *Petroderma maculiforme*, *Stragularia clavata* and *Ralfsia verrucosa* (Fletcher 1987). Galician collections of the *Scytosiphon lomentaria* sporophytic stage were subtidal (up to 16 m deep), and it was usually found on dead shells, not mixed with other crustose brown algae.

Habitat and occurrence in the present study: unilocular sporangia recorded throughout the year. It was rarely collected in maërl beds and gravel, growing on dead shells and, occasionally on pebbles. Depth range: 4–16 m. The “*Microspongium gelatinosum*” stage is a new record for the

Iberian Peninsula and it has not been previously recorded as a seaweed associated with maërl beds; however, the gametophytic stage *Scytosiphon lomentaria* has been reported from Atlantic and Mediterranean maërl beds, including the Galician beds (Table 1). A re-examination of the specimens of *Ralfsia verrucosa* reported for Galician maërl beds by Peña and Bárbara (2008) revealed that they correspond to the “*Microspongium gelatinosum*” stage. According to Fletcher (1987), *R. verrucosa* forms thick, leathery crusts composed of filaments firmly adjoined and difficult to squash.

Discussion and conclusion

In the present study, a total of 16 crustose species were recorded associated with maërl beds and gravel from the

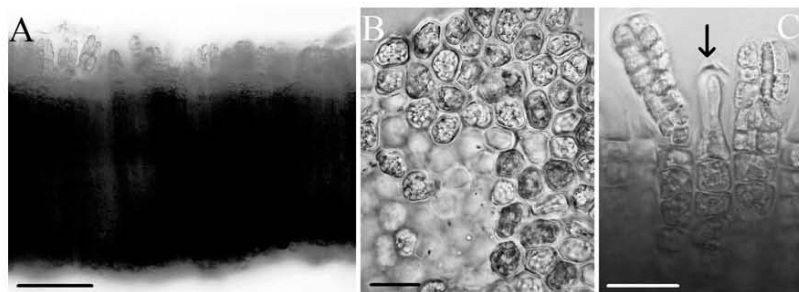


Figure 12 *Pseudolithoderma roscoffense*. (A) Vertical section of the crust. (B) Filament cells in surface view. (C) Plurilocular sporangial initial (arrow) and mature sporangia with straight dividing walls (VS). Scale bars: A=50 μ m; B=20 μ m; C=20 μ m. VS, vertical section of the thallus.

Galician coast: 11 Rhodophyta species and 5 Ochrophyta species. Taking into account the previous records of Galician crustose species associated with subtidal maërl beds and gravel bottoms, the total number of crustose species increases to 23 species (15 Rhodophyta and 8 Ochrophyta, Table 1). Six Rhodophyta (“*Cruoria rosea*”, “*Hymenoclonium serpens*”, “*Rhododiscus pulcherrimus*”, “*Haematocelis fissurata*”, “*H. rubens*” and “*Petrocelis cruenta*”) and two Ochrophyta (“*Aglaozonia parvula*” and “*Microspongium gelatinosum*”) are sporophytic stages of the heteromorphic species *Halarachnion ligulatum*, *Bonnemaïsonia asparagoides*, *Atractophora hypnoides*, *Sphaerococcus coronopifolius*, *Schizymenia dubyi*, *Mastocarpus stellatus*, *Cutleria multifida* and *Scytosiphon lomentaria*, respectively. In *Cruoria cruoriaeformis*, we observed for the first time spermatangial structures from the Atlantic Iberian Peninsula.

Examination of Galician material of *Peyssonnelia rubra* reported by Donze (1968) allowed us to exclude this species from the Galician seaweed flora since the herbarium specimens corresponded to *P. atropurpurea*, *P. dubyi* and *P. immersa*. *Peyssonnelia rubra*, a distinctive Mediterranean species, has also been excluded from the British Isles flora (Irvine 1983) as the specimens reported belonged to *P. harveyana* or *P. dubyi*. The record of *Ralfsia verrucosa* associated with Galician maërl beds (Peña and Bárbara 2008) has been reassigned to *Scytosiphon lomentaria* (“*Microspongium gelatinosum*” stage).

The present study shows high crustose species richness in European maërl beds and gravel bottoms. *Cruoria cruoriaeformis* and *Halarachnion ligulatum* (“*Cruoria rosea*” stage) had substratum preferences, particularly for living maërl, as pointed out for other Atlantic maërl beds (Maggs and Guiry 1989, Maggs 1990, Birkett et al. 1998). Likewise, our study confirmed the ecological role of the European Atlantic maërl beds as refuges of crustose phases of heteromorphic species (Maggs and Guiry 1989, Maggs 1990, Birkett et al. 1998). In the Galician beds, the crustose phases provide constant populations during unfavourable seasons and later development of gametophytic stages (Bárbara et al. 2004). Despite

our sampling effort, several gametophytic erect stages (*Mastocarpus stellatus*, *Schizymenia dubyi*, *Sphaerococcus coronopifolius* and *Scytosiphon lomentaria*) were very rarely collected or absent on maërl beds. However, they were frequently reported from other Galician intertidal and subtidal habitats (Bárbara et al. 2005). *Atractophora hypnoides*, which was hitherto unknown for the Galician coast, was collected only as the tetrasporophytic stage (*Rhododiscus pulcherrimus*). On the other hand, we did not observe several crustose species previously recorded for Galician maërl beds, such as *Cruoria pellita*, “*Hymenoclonium serpens*”, “*Petrocelis cruenta*”, “*Haematocelis rubens*”, “*H. fissurata*”, *Stragularia clavata* and *Symphycarpus strangulans*.

The following species listed in a catalogue of taxa associated with Atlantic and Mediterranean maërl beds provided by Peña and Bárbara (2008) were absent from our Galician collections: (1) the Atlantic crustose species *Tumerella penyi* (“*Cruoria arctica*” stage), *Rhodophysema elegans* (P.L. Crouan et H.M. Crouan ex J. Agardh) Dixon and *Pseudolithoderma extensum*; (2) the Mediterranean species *Contarinia squamaria*, *Peyssonnelia borsetii* Boudouresque et Denizot, *P. crispata* Boudouresque et Denizot, *P. inamoena* Pilger, *P. orientalis* (Weber van Bosse) Cormaci et Fumari, *P. polymorpha* (Zanardini) Schmitz, *P. rosa-marina* Boudouresque et Denizot, *P. rubra*, *P. squamaria*, *P. stoechas* Boudouresque et Denizot, *Aglaozonia melanoidea* (Schousboe ex Bornet) Sauvageau and *Cutleria chilosa* (Falkenberg) Silva (“*Aglaozonia chilosa*” stage).

Some species described in the present study have biogeographical importance. *Contarinia peyssonneliaeformis* is a new record for the Atlantic Ocean. *Atractophora hypnoides* (“*Rhododiscus pulcherrimus*” stage), *Peyssonnelia immersa*, *Scytosiphon lomentaria* (“*Microspongium gelatinosum*” stage), *Petroderma maculiforme*, *Pseudolithoderma roscoffense* and *Phycocelis foecunda* are new records for the Iberian Peninsula. *Peyssonnelia armorica* is a new record for the Atlantic Iberian Peninsula and *P. harveyana* is a new record for the Galician coast. A total of five species are newly reported as associated with European maërl beds

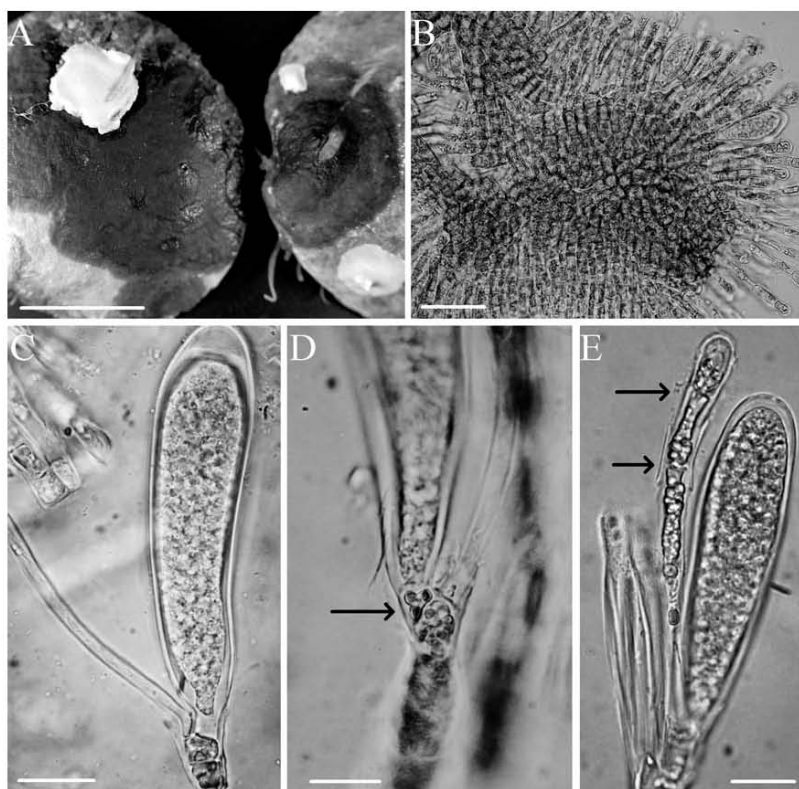


Figure 13 *Scytosiphon lomentaria* ("Microspongium gelatinosum") stage. (A) Specimens growing on dead shells. (B) Squash of the thallus. (C, D) Unilocular sporangia sessile and pedicellated (arrow), respectively. (E) Multicellular paraphyses associated to an unilocular sporangium (arrows indicate cell walls). Scale bars: A=2 cm; B=50 μ m; C-E=20 μ m.

[*Hildenbrandia crouaniorum*, *Petroderma maculiforme*, *Pseudolithoderma roscoffense*, *Phycocelis foecunda* and *Scytosiphon lomentaria* ("Microspongium gelatinosum" stage)].

Acknowledgements

This study was supported by the projects PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER). We thank Dr. Prud'homme van Reine for the location of Donze's herbarium and the National Herbarium Nederland for the loan of material. We are grateful to Dr. Javier Cremades and Dr. Michael Wynne for their helpful comments on several species. We are also grateful to three anonymous reviewers and Dr. Anthony R.O. Chapman for their comments on the manuscript.

References

- Abbott, I.A. and G.J. Hollenberg. 1976. *Marine algae of California*. Stanford University Press, Stanford/California. 827 pp.
- Ardré, F. 1970. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La Flore. *Port. Acta Biol. Sér. B*. 10: 137–555.
- Athanasiadis, A. 1987. *A survey of the seaweeds of the Aegean Sea with taxonomic studies on species of the tribe Anthamnieae (Rhodophyta)*. Doctoral thesis. University of Gothenburg, Gothenburg, Sweden. 174 pp.
- Balata, D., L. Piazzzi, E. Cecchi and F. Cinelli. 2005. Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in sediment deposition. *Mar. Environ. Res.* 60: 403–421.
- Balata, D., S. Acunto and F. Cinelli. 2006. Spatio-temporal variability and vertical distribution of a low rocky subtidal assemblage in the north-west Mediterranean. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 67: 553–561.

- Ballantine, D. and H. Ruiz. 2005. Two *Peyssonnelia* species (Peyssonneliaceae, Rhodophyta) from Puerto Rico including *Peyssonnelia flavescens* sp. nov. *Phycologia* 44: 328–334.
- Ballesteros, E. 1988. Composición y estructura de los fondos de maërl de Tossa de Mar (Gerona, España). *Collect. Bot.* 17: 161–182.
- Ballesteros, E. 1992. *Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona. 616 pp.
- Ballesteros, E., M. Zabala, A. Uriz, A. García-Rubies and X. Turón. 1993. XLIV. El bentos: les comunitats. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* 2: 687–730.
- Bárbara, I. 1994. *Las comunidades de algas bentónicas marinas en la bahía de La Coruña y ría del Burgo*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela. 411 pp.
- Bárbara, I., J. Cremades, A.J. Veiga, C. López-Varela, J. Dosil, S. Calvo and V. Peña. 2002. Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 7814–7892. *Anales Jard. Bot. Madrid* 59: 292–297.
- Bárbara, I., J. Cremades and A.J. Veiga. 2004. A floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Bot. Complutensis* 28: 35–46.
- Bárbara, I., J. Cremades, S. Calvo, M.C. López Rodríguez and J. Dosil. 2005. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales Jard. Bot. Madrid* 62: 69–100.
- Belsher, T. and J. Marcot. 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). VI. Étude d'une population de *Peyssonnelia atropurpurea* de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.* 16: 395–413.
- Berecibar, E., M.J. Wynne and R. Santos. 2009. First record of *Contarinia squamariae* (Rhizophyllidaceae, Rhodophyta) from Portugal: description of morphological and reproductive structures. *Bot. Mar.* 52: 15–23.
- Birkett, D.A., C.A. Maggs and M.J. Dring. 1998. *An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs*. Maërl Biotopes V. Scottish Association for Marine Science, UK Marine SACs Project. 117 pp.
- Boillot, A. 1972. Le cycle de l'*Halarachmion ligulatum* (Woodward) Kützinger (Rhodophycées, Gigartinales). *Mém. Soc. Bot. Fr.* 55: 275–292.
- Børgesen, F. 1929. Marine algae from the Canary Islands especially from Tenerife and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part II Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. *Det. K. Danske Vidensk. Selsk. Biologiske Meddelelser* 8: 1–97.
- Boudouresque, C.F. 1972. Contribution à la flore des algues marines de Corse (Méditerranée occidentale). *Bull. Soc. Phycol. France* 17: 13–21.
- Boudouresque, C.F. 1985. Groupes écologiques d'algues marines et phytocoenoses benthiques en Méditerranée Nordoccidentale: une revue. *Giornale Bot. Ital* 118: 7–42.
- Boudouresque, C.F. and M. Denizot. 1975. Révision du genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) en Méditerranée. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* 35: 7–92.
- Cabioc'h, J. 1974. Un fond de maërl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Bull. Soc. Phycol. France* 19: 74–82.
- Denizot, M. 1968. *Les algues floridees encroûtantes (à l'exclusion des Corallinales)*. Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris. 309 pp.
- Dixon, P.S. and L.M. Irvine. 1977. *Seaweeds of the British Isles. Volume I. Rhodophyta. Part 1: Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. HMSO, London. 252 pp.
- Donze, M. 1968. The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW, Spain). *Blumea* 16: 159–192.
- Edelstein, T. and J. McLachlan. 1969. *Petroderma maculiforme* on the coast of Nova Scotia. *Can. J. Bot.* 47: 561–563.
- Feldmann, J. 1939. Les algues marines de la Côte des Albères. IV. Rhodophycées. *Rev. Algologie* 11: 247–330.
- Fletcher, R.L. 1987. *Seaweeds of the British Isles. Volume 3. Part 1. Fucophyceae (Phaeophyceae)*. HMSO, London. 359 pp.
- Fletcher, R.L. and C.A. Maggs. 1985. Two crustose marine brown algae new to Ireland. *Ir. Nat. J.* 21: 523–526.
- Garrabou, J., E. Ballesteros and M. Zabala. 2002. Structure and dynamics of north-western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 55: 493–508.
- Gorostiaga, J.M., A. Santolaria, A. Secilla, C. Casares and I. Díez. 2004. Check-list of the Basque coast benthic algae (North of Spain). *Anales Jard. Bot. Madrid* 61: 155–180.
- Guimarães, S.M.P.B. and M.T. Fujii. 1999. Morphological studies of five species of *Peyssonnelia* (Gigartinales, Rhodophyta) from Southeastern Brazil. *Phycologia* 38: 167–183.
- Guiry, M.D. and G.M. Guiry. 2009. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available at <http://www.algaebase.org>.
- Hamel, G. 1928. Les algues de Vigo. *Rev. Algol.* 4: 81–95.
- Hamel, G. 1935. *Phaeophycées de France. Fasc. II*. Paris. pp. 81–176.
- Hamel, G. 1938. *Phaeophycées de France. Fasc. IV*. Paris. pp. 241–336.
- Holmgren, P.K., N.H. Holmgren and L.C. Barnett. 1990. *Index herbariorum. Part I: the herbaria of the world*. New York Botanical Garden, New York. 693 pp.
- Irvine, L.M. 1983. *Seaweeds of the British Isles. Volume I. Rhodophyta. Part 2A Cryptonemiales sensu stricto, Palmariales, Rhodymeniales*. HMSO, London. 113 pp.
- Irvine, L.M. and Y.M. Chamberlain. 1994. *Seaweeds of the British Isles. Volume I. Rhodophyta, Part 2: Corallinales, Hildenbrandiales*. HMSO, London. 276 pp.
- Jacquotte, R. 1962. Étude des fonds de maërl de Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. End.* 26: 141–235.
- Kato, A., M. Masuda and H. Kawai. 2005. New records of *Peyssonnelia armorica* and *Peyssonnelia harveyana* (Rhodophyta, Gigartinales) from Japan. *Phycol. Res.* 53: 266–274.
- Kato, A., M. Baba, H. Kawai and M. Masuda. 2006. Reassessment of the little-known crustose red algal genus *Polysstrata* (Gigartinales), based on morphology and SSU rDNA sequences. *J. Phycol.* 42: 922–933.
- L'Hardy-Halos, M.T., A. Castrie-Fey, A. Girard-Descatoire and F. Lafargue. 1973. Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal du substrat rocheux: l'Archipel de Glénan. *Bull. Soc. Sci. Bretagne* 48: 103–128.
- Loiseaux, S. 1967. Recherches sur les cycles de développement des Myrionématacées (Phéophycées). I-II Hécatonématacées et Myrionématacées. *Rev. Gén. Bot.* 74: 529–578.
- Loiseaux, S. 1968. Recherches sur les cycles de développement des Myrionématacées (Phéophycées). III Tribu des Ralfsiées IV Conclusions générales. *Rev. Gén. Bot.* 75: 295–318.
- Maggs, C.A. 1990. Distribution and evolution of non-coraline crustose red algae in the North Atlantic. In: (D.J. Garbary and G.R. South, eds.) *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg. pp. 241–264.
- Maggs, C.A. and M.D. Guiry. 1989. A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae. *Br. Phycol. J.* 24: 253–269.
- Maggs, C.A. and L.M. Irvine. 1983. *Peyssonnelia immersa* sp. nov. (Cryptonemiales, Rhodophyta) from the British Isles and France,

- with a survey of infrageneric classification. *Br. Phycol. J.* 18: 219–238.
- Mannino, A.M., L. Castriota, A.M. Beltrano and G. Sunseri. 2002. The epiflora of a rhodolith bed from the Island of Ustica (Southern Tyrrhenian Sea). *Flora Mediterranea* 12: 11–28.
- Marcot, J. and C.F. Boudouresque. 1976. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta). VIII. Étude du type de *P. harveyana* J. Agardh. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* 36: 5–9.
- Marcot, J., C.F. Boudouresque and M. Verlaque. 1977. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées) IX. Les némathécies à sporocystes des *Peyssonnelia* de Méditerranée. *Bull. Soc. Phycol. France* 22: 69–78.
- Marcot-Coquegniot, J. 1980. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) XIII. Sur un *Peyssonnelia* du "complexe *Harveyana*". *Bot. Mar.* 23: 35–40.
- Miranda, F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Secc. Biol.* 34: 165–180.
- Newton, L. 1931. *A handbook of the British seaweeds*. British Museum (Natural History), London. 478 pp.
- Otero-Schmitt, J. 1993. *Estudio de las fitocenosis bentónicas litorales en el tramo de costa comprendido entre Pta. Louro y Pta. Remedios (La Coruña – España)*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela. 438 pp.
- Otero-Schmitt, J. and J.L. Pérez-Cirera. 2002. Infralittoral benthic biocenoses from northern Ría de Muros, Atlantic coast of north-west Spain. *Bot. Mar.* 45: 93–122.
- Parente, M.I., A.I. Neto and R.L. Fletcher. 2003. Morphology and life history of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from the Azores. *J. Phycol.* 39: 353–359.
- Peña, V. and I. Bárbara. 2008. Maërl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 18: 339–366.
- Piazzi, L., D. Balata, M. Pertusati and F. Cinelli. 2004. Spatial and temporal variability of Mediterranean macroalgal coralligenous assemblages in relation to habitat and substratum inclination. *Bot. Mar.* 47: 105–115.
- Rosenvinge, L.K. 1909. The marine algae of Denmark. Part I, Introduction, Rhodophyceae I (Bangiales and Nemalionales). *Det K. Danske Vidensk. Skr. 7, Mat. Nat. Afd.* 7: 1–151.
- Salvador, N. 2009. *El género Bonnemaisonia (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) a la Península Ibérica i les Illes Balears: taxonomia, cicles vitals, corologia i aplicacions*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, Barcelona. 256 pp.
- Sanders, W.B., R.L. Moe and C. Ascaso. 2005. Ultrastructural study of the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae) in the free-living state and in the lichen symbiosis with the intertidal marine fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina). *Eur. J. Phycol.* 40: 353–361.
- Segawa, S. 1941. New or noteworthy algae from Izu. *Scientific Papers of the Institute of Algological Research* 2: 251–271.
- Seoane-Camba, J. 1965. Estudios sobre las algas bentónicas en la costa sur de la Península Ibérica (litoral de Cádiz). *Investigacion Pesquera* 29: 3–216.
- Skottsberg, C. 1921. Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907–1909. VIII. Marine algae. I. Phaeophyceae. *K Svenska Vetensk. Akad. Handl.* 61: 1–56.
- Soto, J. 1990. Vegetación algal sobre sustrato móvil de la zona circalitoral del sureste de la Península Ibérica: una aproximación. *Fol. Bot. Misc.* 7: 43–49.
- South, G.R., R.G. Hooper and L.M. Irvine. 1972. The life history of *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz. *Br. Phycol. J.* 7: 221–233.
- Taylor, W.R. 1957. *Marine algae of the northeastern coast of North America*. The University of Michigan Press, Ann Arbor, MI. 509 pp.
- Taylor, W.R. 1979. *Marine algae of the eastern tropical and sub-tropical coasts of the Americas*. The University of Michigan Press, Ann Arbor, MI. 870 pp.
- Verlaque, M., E. Ballesteros and A. Antonius. 2000. *Metapeyssonnelia corallepida* sp. nov. (Peyssonneliaceae, Rhodophyta), an Atlantic encrusting red alga overgrowing corals. *Bot. Mar.* 43: 191–200.
- Wærn, M. 1949. Remarks on Swedish *Lithoderma*. *Svensk. Botan. Tidskr.* 43: 633–670.
- Wilce, R.T., E.E. Webber and J.R. Sears. 1970. *Petroderma* and *Porterinema* in the New World. *Mar. Biol.* 5: 119–135.
- Wynne, M.J. 1969. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (Brown algae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 50: 1–46.
- Zanardini, G. 1843. *Saggio di classificazione naturale delle ficee*. Dallo Stabilimento tipografico enciclopedico di Girolamo Tasso, Venezia. 65 pp.

Received 20 March, 2009; accepted 5 October, 2009

CAPÍTULO 3. DINÁMICA ESTACIONAL DE LA COMUNIDAD DE MAËRL EN GALICIA.

Introducción y antecedentes

Los fondos de maërl constituyen un hábitat biogénico sometido a la variación de las condiciones medioambientales de su entorno. Las especies formadoras de maërl se caracterizan por presentar una tasa de crecimiento muy lenta, estimada entre 0.01- 5 mm año⁻¹ para diferentes especies (Adey & McKibbin 1970, Bosence 1980, King & Schramm 1982, Potin *et al.* 1990, Fazakerley & Guiry 1998, Blake & Maggs 2003, Bosence & Wilson 2003, Rivera *et al.* 2004, Steller *et al.* 2007). El crecimiento del maërl depende en gran medida de su tasa fotosintética y de calcificación, ambas reguladas principalmente por la temperatura. De esta forma, en regiones tropicales se registran tasas de crecimiento más elevadas que en regiones templadas (Steller *et al.* 2007). Y dentro de una misma región, la tasa de crecimiento también sufre variaciones estacionales en relación con la temperatura. En la costa atlántica europea, Martin *et al.* (2006) indicaron una clara estacionalidad de la producción primaria y de las tasas de respiración y calcificación de *Lithothamnion corallioides* cuando la temperatura del agua se incrementaba hasta 16° C (condiciones de verano). La influencia de la temperatura en las tasas de calcificación y crecimiento de *L. corallioides* ya había sido observada anteriormente en esta región (Potin *et al.* 1990, Blake & Maggs 2003). Por lo contrario, *Phymatolithon calcareum* no demostró cambio alguno en el crecimiento tras ser sometido a diferentes temperaturas (Wilson *et al.* 2004), aunque Steller *et al.* (2007) han puesto en duda dicha observación debido a que la técnica empleada para estimar el crecimiento (fluorimetría PAM) se basaba en un proceso fotoquímico independiente de la temperatura. Por otra parte, Blake & Maggs (2003) aportaron diferencias entre ambas especies en cuanto a la temperatura óptima de crecimiento, siendo mayor en *L. corallioides* (14° C) e inferior en *P. calcareum* (10° C), lo cual coincide con King & Schramm (1982) para *P. calcareum* (10° C y salinidad de 30 psu).

En Galicia, el estudio de Adey & McKibbin (1970) constituye el único referente acerca de la variación de crecimiento del maërl, siendo además uno de los estudios pioneros en Europa. Los experimentos de campo realizados en la Ría de Vigo indicaron que *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* presentan su mayor tasa de crecimiento durante junio y julio (5 µm día⁻¹ y 1.9 µm día⁻¹, respectivamente), mientras que en invierno ésta disminuía e incluso llegaba a ser nula. Estos autores observaron además diferencias batimétricas en la tasa de crecimiento de especímenes de *L. corallioides* situados entre sí con una diferencia de 1.5 m de profundidad.

Además, aportaron los umbrales mínimos de temperatura para *L. corallioides* (2-5° C) y *P. calcareum* (0-2° C). Estas diferencias en el umbral mínimo de temperatura que puede soportar cada especie junto con la temperatura óptima de crecimiento de cada una de ellas, indica que *L. corallioides* presenta una tendencia meridional más acusada que *P. calcareum* (Martin *et al.* 2006).

En la costa atlántica europea, la flora asociada a fondos de maërl también está sujeta a la fluctuación de parámetros ambientales tales como la temperatura, la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD o cantidad de fotones fotosintéticamente activos emitidos por segundo, entre 400 y 700 nm, $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y, en el caso de fondos someros, también por el hidrodinamismo (Hily *et al.* 1992, Birkett *et al.* 1998). Martin *et al.* (2005, 2007a,b) dedujeron que las variaciones temporales observadas en el metabolismo de la comunidad de maërl se deben fundamentalmente a la estacionalidad de la flora asociada, la cual destaca como una de las mayores fuentes potenciales de energía de esta comunidad (Grall *et al.* 2006). A nivel florístico, Cabioc'h (1969) observó un incremento en el número de especies asociadas durante el verano en los fondos de maërl de la Bretaña francesa. En Irlanda, Maggs (1983) detectó también, en verano, un incremento en la cobertura total de la epiflora debido a la proliferación estival de determinadas especies. En condiciones desfavorables, se produce una disminución de la riqueza específica aunque no necesariamente implica un descenso extremo de la cobertura, la cual se mantiene gracias a la presencia de algas perennes, como sucede con especies incrustantes y cespitosas (Maggs 1983).

En la costa mediterránea europea, los fondos de maërl y otras bioconcreciones calcáreas como el coralígeno presentan una variación estacional mucho menos acusada (Ballesteros 2006, PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008, Klein & Verlaque 2009); aunque Jacquotte (1962) observó durante la época estival, un incremento en el número de especies asociadas a un fondo de maërl mediterráneo. Por otra parte, en un fondo coralígeno, Piazzzi *et al.* (2004) registraron durante los meses de invierno un descenso en la riqueza específica asociada y una disminución de la cobertura de la flora asociada, tanto en composición específica como en grupos funcionales.

Los estudios de monitorización de fondos de maërl en la costa atlántica son muy escasos a pesar de la importancia de los mismos (Hall-Spencer *et al.* 2008b). Únicamente en la Bretaña francesa se está llevando a cabo un estudio de monitorización semestral con muestreos establecidos en verano e invierno (Hily & Grall 2003), aunque todavía no se ha comenzado de la flora asociada (Grall, comunicación personal). En la región mediterránea, el Plan de acción para la conservación del coralígeno y de las demás bioconcreciones calcáreas del Mediterráneo

(PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008) recomienda en cambio un único muestreo anual dado su baja estacionalidad.

En Galicia, sólo el estudio de Bárbara *et al.* (2004) contempló la variación estacional de la flora asociada en un fondo de maërl de la Ría de Arousa situado entre 10-16 m de profundidad. En él observaron un aumento del número de especies e incremento de la cobertura de algunas especies asociadas (*Dictyota dichotoma*, *Stenogramme interrupta*, *Halarachnion ligulatum* y *Desmarestia dudresnayi*), las cuales están ausentes durante los meses de invierno.

Objetivos

Dada la escasez de estudios acerca de la dinámica estacional de la flora asociada a fondos de maërl de Galicia, se ha contemplado la necesidad de profundizar en este aspecto. El presente capítulo abarca dos objetivos: i) el estudio de la variación estacional de la flora asociada a los fondos de maërl, y ii) la relación entre la estacionalidad de la flora asociada con las variables ambientales temperatura y PPFD (irradiancia).

En la publicación adjunta al presente capítulo se muestran los resultados obtenidos en un estudio de seguimiento realizado en tres bancos de maërl someros de Galicia (3-6 m de profundidad) situados en las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo.

Metodología

En la presente tesis doctoral, el estudio de la variación estacional de la flora asociada a los fondos de maërl de Galicia se ha planteado a dos niveles. Por una parte, se ha trabajado con el catálogo de flora asociada para analizar aquellas especies que presentaban variaciones estacionales en función de los datos de presencia y porcentaje de cobertura registrados a lo largo del año. A partir del catálogo obtenido de flora asociada a los fondos de maërl de Galicia en la presente tesis (220 especies, descontando 7 especies recolectadas sólo en fondos de cascajo), se ha analizado la variación estacional de la flora de 140 especies tras descartar aquellas cuyo registro ocasional no aportaba información suficiente para valorar patrones estacionales. Dado que el estudio abarca también formas de vida y los grupos funcionales, se ha analizado y enumerado la flora incluyendo los táxones infraespecíficos de especies con ciclo de vida heteromórfico.

Por otra parte, se ha llevado a cabo un estudio específico de seguimiento de bancos de maërl con el objeto de estudiar las variaciones cuantitativas temporales de la flora asociada y su relación con las variaciones de temperatura y PPFD (densidad de flujo de fotones fotosintéticos). El estudio de seguimiento se realizó durante más de un año (mayo 2005 - julio 2006) en tres bancos de maërl someros (Fig. 1): Isla Benencia (-3 m, Ría de Arousa), Isla Tambo (-6 m, Ría de Pontevedra) y Con de Pego (-4 m, Ría de Vigo). Éstos fueron seleccionados por haber sido ya destacados en estudios realizados hace más de 40 años (Miranda 1934, Koldijk 1968, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968). Además, no presentan en sus inmediaciones bateas o instalaciones de acuicultura que pudiera afectarles negativamente (BIOMAERL Team 1999, 2003, Hall-Spencer *et al.* 2006, Hall-Spencer & Bamber 2007, Peña & Bárbara 2008a, Riul *et al.* 2008). Se realizó un estudio y se recolectó la flora asociada al fondo de maërl y, además, se instalaron sensores integrados de temperatura y densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) que registraban *in situ* ambos parámetros. Se seleccionaron fondos de maërl someros (<-10 m) debido a que la falta de experiencia previa en este tipo de estudios podría provocar un fallo en la localización del área de estudio junto con la pérdida del sensor. Para ello, se localizó el área de muestreo mediante un GPS portátil y además, en cada muestreo, se marcaba la situación de las muestras recolectadas mediante pequeñas boyas submarinas, lo cual evitaba también remuestrear en los mismos puntos.

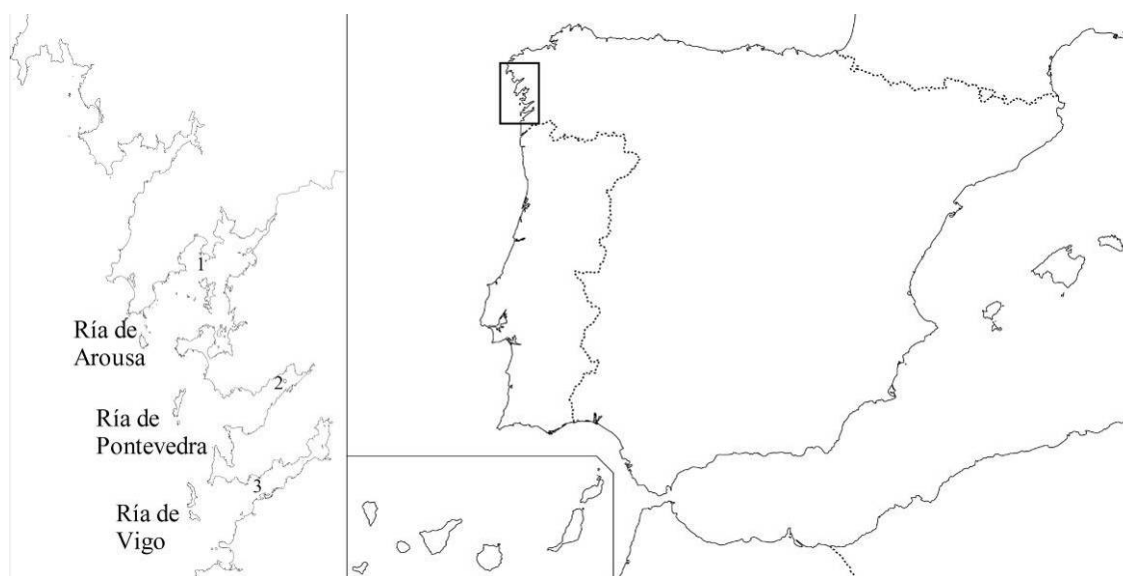


Figura 1. Mapa de localización de los bancos de maërl para el estudio de seguimiento. 1: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m), 2: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m), 3: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Los 3 bancos de maërl fueron muestreados mediante buceo autónomo cada mes y medio (45 días) aproximadamente. En cada área de estudio, se muestrearon tres réplicas de aproximadamente 3125 cm³ (25x25x5 cm) y se anotaron diferentes características relativas a los bancos de maërl (cobertura de maërl -%-, ratio de maërl vivo/muerto -%-, y espesor de la capa viva de maërl -cm-). Se calculó el porcentaje de cobertura en proyección vertical de cada especie y también se recolectaron muestras de agua y sedimento con el objeto de caracterizar la granulometría del fondo y la salinidad. En la posición de cada réplica, se colocó una marca para evitar re-muestrear en la misma área. En cada banco estudiado, se instaló un sensor integrado de temperatura y PPFD (HOBO H8 logger en carcasa sumergible mecanizada SUBC2-GR, Onset Computer Corporation, Fig. 2) que registró datos de ambos parámetros cada 24 minutos. Los sensores eran reemplazados por otros en el siguiente muestreo. Los datos registrados por el sensor se descargaban mediante el software Box Car Pro 4.0 (Onset Computer Corporation), para su posterior procesado y elaboración de datos (Fig. 3).

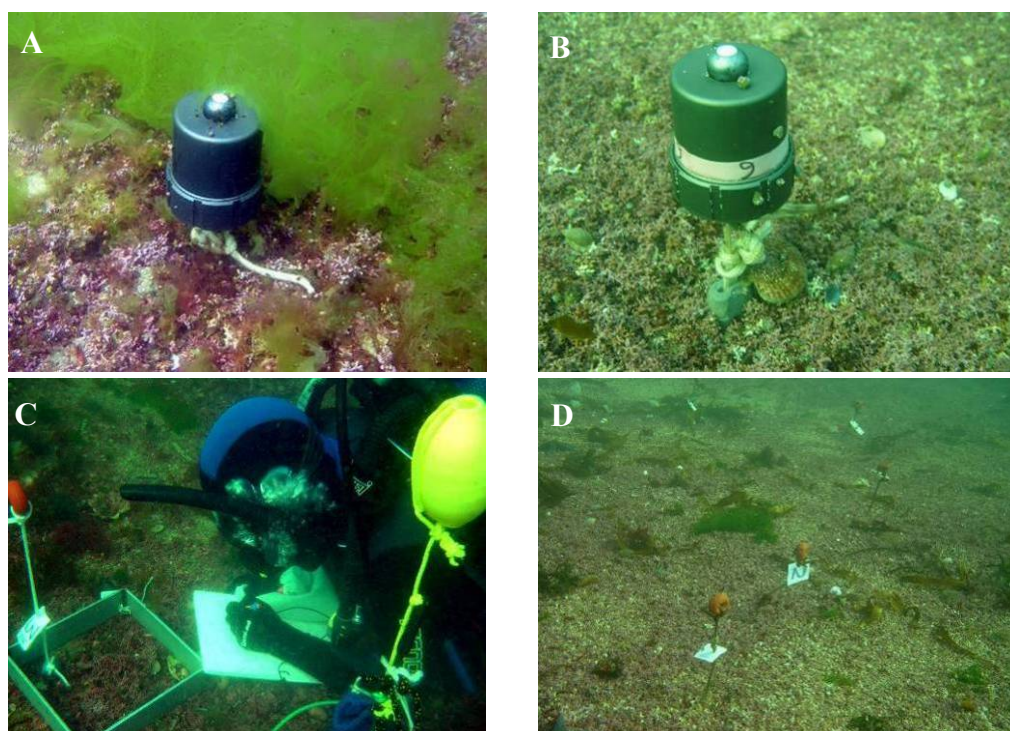


Figura 2. A-B. Sensores de temperatura y PPFD instalados en los bancos de maërl. C. Recolección de las muestras mediante buceo autónomo. D. Marcas colocadas en el lugar de cada muestra recolectada. A: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m); B y D: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); C: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m).

Las muestras de flora asociada se fijaron en formol al 4% en agua de mar y se conservaron en el laboratorio, en total oscuridad y a 4º C, para identificar toda la flora asociada y comprobar

las estimas de cobertura registradas en el campo. Con los especímenes más representativos se elaboraron pliegos de herbario, que fueron depositados en el herbario SANT-Algae (Universidade de Santiago de Compostela). Además de analizar la composición específica de la flora asociada y dado que el objetivo del estudio era el análisis de la estacionalidad de la flora asociada, la epiflora fue dividida en función de sus tipos biológicos (Garbary 1976): anuales (efemerofíceas –algas presentes de forma conspicua todo el año, con más de una generación por año-, e hipnofíceas–algas presentes todo el año con un período no conspicuo bajo forma resistencia), perennes (fanerofíceas – algas con frondes enteras y erguidas- y camefíceas–algas con talos incrustantes) y hemifanerofíceas (sólo una parte basal de la fronde es persistente). Paralelamente, la flora asociada fue clasificada según los grupos funcionales (Steneck & Dethier 1994) en la que se tiene en cuenta la morfología y anatomía de cada especie: incrustante, foliosa, filamentosa, cilíndrica, foliosa corticada, calcárea articulada y coriácea.

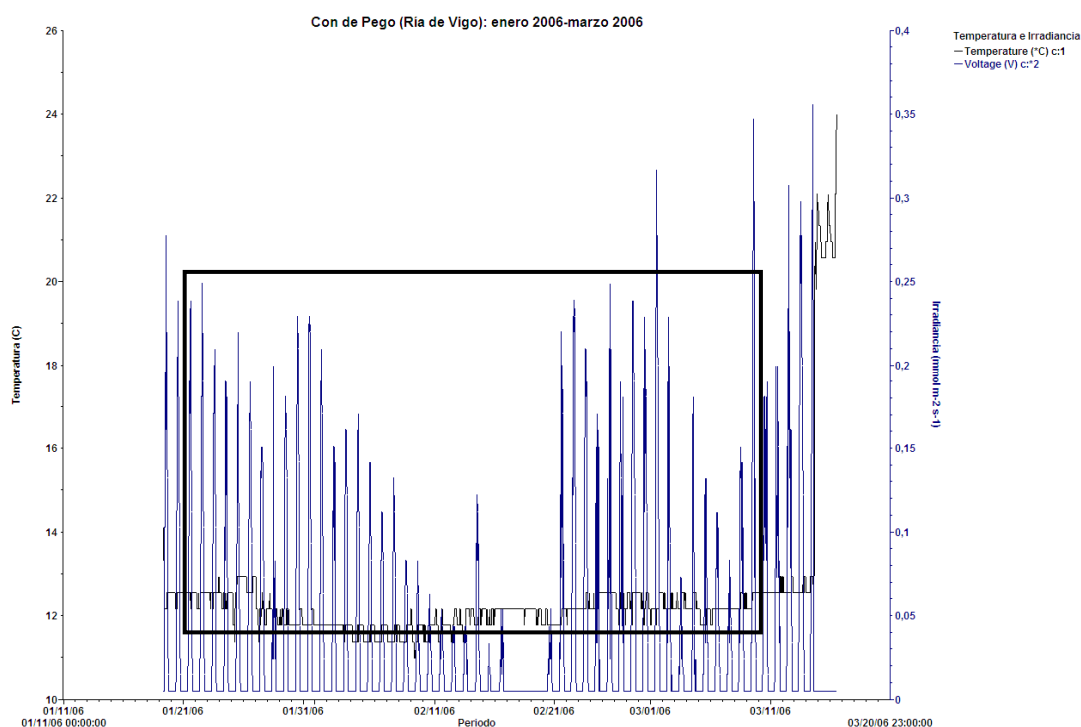


Figura 3. Gráfica de datos obtenidos de temperatura y PPFD durante el período enero – marzo 2006 en el banco de maërl Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m). Los registros situados en los extremos de la gráfica corresponden a los momentos previos y posteriores a su instalación en el área de estudio.

Los resultados obtenidos fueron procesados con el paquete estadístico multivariante PRIMER 6.1.9 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research, PRIMER-E). Para cada muestra se calcularon diferentes índices de diversidad (índice de Shannon- H' -, índices de dominancia de Simpson - $1-\lambda$ - y Hill - N_{∞} -). Con los datos de porcentaje de cobertura de cada

especie, forma de vida y grupo funcional y con los datos de porcentaje de cobertura total (suma de las coberturas de las especies de cada muestra), se construyeron diferentes matrices basadas en el índice de similaridad Bray-Curtis. Se emplearon nMDS (Nonmetric Multi-Dimensional Scaling) para ordenar las muestras. Para testar diferencias temporales entre períodos muestreados y entre estaciones del año en cada banco de maërl, se realizaron análisis ANOSIM. Igualmente, se realizaron análisis SIMPER para obtener la contribución de cada especie, forma de vida y grupo funcional a estas similitudes y disimilitudes estacionales. En cada banco de maërl, se realizaron análisis estadísticos BIOENV para conocer qué parámetro abiótico o combinación de los mismos mostraba una mayor correlación con los patrones observados en la flora. Este análisis se basa en el coeficiente de Spearman obtenido entre matrices de similitud bióticas y abióticas. Por último, también se realizaron ANOSIM y SIMPER de dos vías para testar diferencias florísticas significativas entre los bancos de maërl estudiados, la contribución de cada especie a dichas diferencias y también las especies comunes más significativas en los fondos de maërl someros de Galicia.

Resultados y discusión

A.- Variación estacional de la flora asociada a los fondos de maërl.

La riqueza específica de la flora asociada de fondos de maërl de Galicia se ve incrementada en primavera (104 especies, Fig. 4), se mantiene alta en verano (115) y durante otoño (107), para luego descender en invierno (95). Durante la época estival también se registra el mayor número de especies con porcentaje de cobertura superior al 10% (59 especies, Fig. 4). En cuanto a las formas de vida, el número de especies del grupo de algas anuales (efemerofíceas e hipnofíceas) se ve incrementado ligeramente en verano con respecto al resto del año (hasta 60 especies), mientras que el grupo de algas perennes (camefíceas y fanerofíceas) y el grupo hemifanerofíceas se mantienen (Fig. 4). Sin embargo, si se tiene en cuenta el número de especies cuyo porcentaje de cobertura registrado es superior al 10%, se observa que durante el verano se incrementa el número de especies con elevada cobertura en todos los grupos (Tab. 1).

Tabla 1. Variación estacional de los grupos de formas de vida. Número de especies con porcentaje de cobertura superior a 10% y el total registrado en cada estación del año.

	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	>10%	Total	>10%	Total	>10%	Total	>10%	Total
Anuales	13	50	24	60	16	52	4	42
Perennes	8	22	15	23	12	23	11	22
Hemifanerofíceas	15	32	20	32	13	32	6	32
Total	36	104	59	115	41	107	21	96

En cuanto a los grupos funcionales, el grupo de algas filamentosas es el más representativo de la flora asociada (Fig. 4). Durante la época estival, se produce un ligero aumento en el número de especies de los grupos filamentosos, foliosos y foliosos corticados. Este incremento es mucho más acusado si se tiene en cuenta el número de especies que superan el 10% de cobertura en verano, en particular al grupo filamentoso y folioso corticado (Tab. 2).

Este patrón estacional es comparable al observado en los fondos de maërl del Parque Nacional Islas Atlánticas (Peña & Bárbara 2006a) y en un banco de maërl de la Ría de Arousa (Peña & Bárbara 2008b), así como en otro estudio previo realizado en Galicia (Bárbara *et al.* 2004). En el estudio de seguimiento realizado en tres bancos de maërl someros se ha analizado esta variabilidad temporal con más detalle (Peña & Bárbara 2010b).

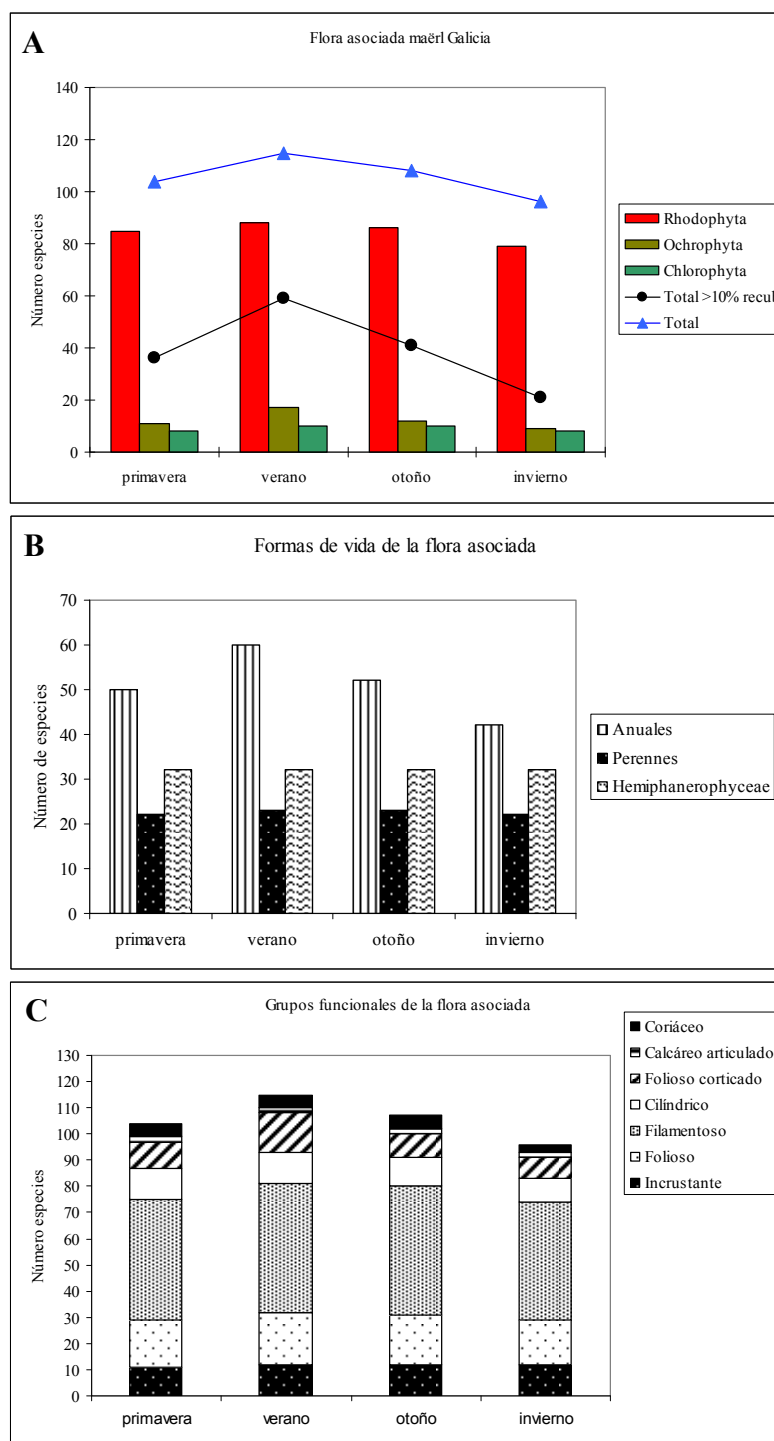


Figura 4. Variación estacional de la flora asociada al maërl en Galicia. A. Número total de especies, de especies con cobertura >10% y de cada grupo taxonómico. B. Número de especies de cada tipo biológico. C. Número de especies de cada grupo funcional.

Tabla 2. Variación estacional de grupos funcionales. Número de especies con porcentaje de cobertura superior a 10% y el total registrado en cada estación del año.

	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	>10%	Total	>10%	Total	>10%	Total	>10%	Total
Incrustante	3	11	6	12	4	12	4	12
Folioso	10	18	9	20	7	19	4	17
Filamentoso	11	46	17	49	11	49	4	45
Cilíndrico	10	12	8	12	6	11	1	9
Folioso corticado	6	10	12	15	7	9	5	8
Calcáreo articulado	1	2	2	2	2	2	2	2
Coriáceo	3	5	5	5	4	5	1	3
Total	36	104	59	115	41	107	21	96

La variabilidad estacional observada en la cobertura total de la flora, de los grupos de formas de vida y grupos funcionales se debe en gran parte a la fluctuación de determinadas especies que aparecen restringidas a la época estival o bien su cobertura se ve fuertemente incrementada durante esta época (Tab. 3).

Tabla 3. Especies observadas únicamente en la época estival o que alcanzaron coberturas elevadas durante esta época. Aquellas especies que superaron el 10% de cobertura aparecen destacadas en negrita.

Rhodophyta		Ochrophyta
<i>Brongniartella byssoides</i>	<i>Halurus flosculosus</i>	<i>Asperococcus bullosus</i>
<i>Calliblepharis ciliata</i>	<i>Halymenia latifolia</i>	<i>Asperococcus ensiformis</i>
<i>Calliblepharis jubata</i>	<i>Haraldiophyllum bonnemaisonii</i>	<i>Colpomenia peregrina</i>
<i>Callophyllis laciniata</i>	<i>Heterosiphonia japonica</i>	<i>Cutleria multifida</i>
<i>Ceramium secundatum</i>	<i>Heterosiphonia plumosa</i>	<i>Cystoseira usneoides</i>
<i>Ceramium tenuicorne</i>	<i>Kallymenia reniformis</i>	<i>Desmarestia dudresnayi</i>
<i>Dudresnaya verticillata</i>	<i>Neosiphonia harveyi</i>	<i>Dictyopteris polypodioides</i>
<i>Champia parvula</i>	<i>Nitophyllum punctatum</i>	<i>Dictyota dichotoma</i>
<i>Chondracanthus teedei</i>	<i>Polyneura bonnemaisonii</i>	<i>Laminaria ochroleuca</i>
<i>Chondria coerulescens</i>	<i>Polysiphonia stricta</i>	<i>Liebmannia levellei</i>
<i>Chondria dasyphylla</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	<i>Sargassum muticum</i>
<i>Chondria scintillans</i>	<i>Pterosiphonia complanata</i>	<i>Undaria pinnatifida</i>
<i>Cryptopleura ramosa</i>	<i>Pterosiphonia parasitica</i>	Chlorophyta
<i>Dasya sessilis</i>	<i>Scinaia furcellata</i>	<i>Ulva pseudocurvata</i>
<i>Erythroglossum laciniatum</i>	<i>Scinaia interrupta</i>	<i>Ulva rigida</i>
<i>Erythroglossum lusitanicum</i>	<i>Spyridia griffithsiana</i>	<i>Ulva rotundata</i>
<i>Gayliella flaccida</i>	<i>Stenogramme interrupta</i>	<i>Ulvaria obscura</i>
<i>Halarachnion ligulatum</i>		

Por otra parte, destacan otras especies presentes que están presentes durante todo el año y contribuyen al mantenimiento de la cobertura total de flora observada durante la época más desfavorable. Entre ellas se encuentran fundamentalmente especies filamentosas, así como especies y fases de ciclos heteromórficos de morfología costrosa características de los fondos de maërl de la costa atlántica europea tales como *Cruoria cruoriaeformis*, *Cladophora rhodolithicola*, *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae* (Tab. 4). La contribución permanente de estas especies a la flora asociada de los fondos de maërl de Galicia fue también observada en estudios específicos realizados en el marco de esta tesis doctoral (Peña & Bárbara 2006a, 2008b, 2010a, 2010b) y en estudios previos (Bárbara *et al.* 2004). Además, en los primeros antecedentes de estudio de fondos de maërl de Galicia (Hamel 1928, Miranda 1934) ya aparecen reflejadas algunas de estas especies costrosas como características de este tipo de fondos.

Tabla 4. Flora asociada presente todo el año. Aquellas especies que superaron el 10% de cobertura aparecen destacadas en negrita.

Rhodophyta		Ochrophyta
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i>	<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>	<i>Aglaozonia parvula stadium</i>
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i>	<i>Jania rubens</i>	<i>Microspongium gelatinosum stadium</i>
<i>Anotrichium furcellatum</i>	<i>Lomentaria clavellosa</i>	<i>Petroderma maculiforme</i>
<i>Antithamnion cruciatum</i>	<i>Mesophyllum lichenoides</i>	<i>Halopteris filicina</i>
<i>Antithamnionella spirographidis</i>	<i>Microcladia glandulosa</i>	
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i>	<i>Monosporus pedicellatus</i>	Chlorophyta
<i>Ceramium echionotum</i>	<i>Myriogramme minuta</i>	<i>Chaetomorpha aerea</i>
<i>Chondracanthus acicularis</i>	<i>Peyssonnelia armorica</i>	<i>Cladophora hutchinsiae</i>
<i>Chylocladia verticillata</i>	<i>Peyssonnelia atropurpurea</i>	<i>Cladophora rhodolithicola</i>
<i>Compsothamnion thuyoides</i>	<i>Peyssonnelia dubyi</i>	<i>Derbesia tenuissima</i>
<i>Corallina elongata</i>	<i>Peyssonnelia harveyana</i>	<i>Ulva clathrata</i>
<i>Cruoria cruoriaeformis</i>	<i>Peyssonnelia immersa</i>	
<i>Cruoria rosea stadium</i>	<i>Pleonosporium borneri</i>	
<i>Drachiella spectabilis</i>	<i>Pleonosporium flexuosum</i>	
<i>Erythrotrichia carnea</i>	<i>Polysiphonia elongata</i>	
<i>Falkenbergia rufolanosa stadium</i>	<i>Pterocladia capillacea</i>	
<i>Gelidiella calcicola</i>	<i>Pterosiphonia ardreana</i>	
<i>Gelidium maggsiae</i>	<i>Pterosiphonia parasitica</i>	
<i>Gracilaria gracilis</i>	<i>Pterosiphonia pennata</i>	
<i>Gracilaria multipartita</i>	<i>Pterothamnion plumula</i>	
<i>Griffithsia schousboei</i>	<i>Ptilothamnion sphaericum</i>	
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>	<i>Rhodophyllis divaricata</i>	
<i>Jania rubens</i>	<i>Rhodothamniella floridula</i>	
<i>Lomentaria clavellosa</i>	<i>Spermothamnion repens</i>	
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	<i>Rhododiscus pulcherrimus</i>	
<i>Microcladia glandulosa</i>	<i>Sphondylothamnion multifidum</i>	
<i>Monosporus pedicellatus</i>	<i>Trailliella intricata stadium</i>	
<i>Myriogramme minuta</i>		

B.- Comparación con otras áreas europeas.

La estacionalidad de la flora asociada es también marcada en otras regiones de la costa atlántica europea. En Irlanda, Maggs (1983) observó durante el verano un fuerte incremento en la cobertura de la flora asociada (60-100%) en dos bancos de maërl estudiados a diferente profundidad (3-5 m y 10 m), debido a la proliferación de *Dictyota dichotoma*, *Gracilaria gracilis* y *Cryptopleura ramosa*. En invierno se produjo una disminución de la cobertura de la flora, la cual fue menos pronunciada en el banco de maërl más profundo gracias a la presencia de especies costrosas y *Gelidiella calcicola*. Según Cabioc'h (1969), un gran componente de la flora asociada de los fondos de maërl de la Bretaña francesa presenta una morfología filamentosa, de forma que la estacionalidad se refleja en un incremento en la longitud de los talos de muchas especies asociadas. Así, en agosto, se observaba un fuerte incremento de los estratos de la flora correspondientes a las especies con talos de mayor longitud, particularmente al estrato de talos de 8-25 cm. En el mes de octubre, los estratos con los talos de mayor longitud decrecían en abundancia y prácticamente eran inexistentes durante el mes de abril. En cambio, el estrato que contenía especies con talos inferiores a 1 cm se mantuvo con la misma abundancia a lo largo de todos los meses estudiados. En el trabajo de Cabioc'h (1969), esta variación temporal de la flora asociada fue achacada al marcado desarrollo estival de determinadas especies, particularmente a *Brongniartella byssoides*, *Spyridia griffithsiana*, *Calliblepharis ciliata* y *Dictyota dichotoma*. En cambio, otras especies aparecían a lo largo del estudio tales como *Cruoria cruoriaeformis*, *Peyssonnelia* sp., *Gelidiella* sp., *Spermothamnion repens*, *Rhodothamniella floridula*, *Cordylecladia erecta*, *Rhodymenia ardissoni*, *Cladophora* sp. y *Chaetomorpha* sp.

Tanto en fondos de maërl como en fondos de coralígeno de la costa mediterránea, se describe una estacionalidad de la flora muy poco acusada debido en gran parte a la profundidad a la que se encuentran (Jacquotte 1962, Ballesteros 2006). De ahí que se recomiende para ambas comunidades estudios de monitorización con un solo muestreo anual (PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008). Sin embargo, Jacquotte (1962) citó la presencia de 14 especies estivales de un total de 29 asociadas a un fondo de maërl situado a 40 m de profundidad (*Acetabularia acetabulum*, *Arthrocladia villosa*, *Brongniartella byssoides*, *Dictyota dichotoma*, *Eupogodon spinellus*, *Halopteris filicina*, *Halymenia floresii*, *Nereia filiformis*, *Polysiphonia elongata*, *P. flexella*, *Spermatocnus paradoxus*, *Sporocnus pedunculatus*, *Stilophora tenella* y *Styctiosiphon adriaticus*). También, Piazzì et al. (2004) registraron en un fondo coralígeno una disminución en la riqueza específica y cobertura total de especies asociadas durante los meses más fríos, particularmente de los grupos funcionales folioso, corticado folioso y cilíndrico. Estas

observaciones contrastan, en cambio, con la observada en otro fondo de maërl mediterráneo (Klein & Verlaque 2009) donde se registró un mayor número de especies durante el período frío que durante los meses más cálidos, aunque con una cobertura total bastante estable debido a la proliferación de la especie alóctona *Caulerpa racemosa*. En este fondo de maërl, se observó una flora asociada invernal constituida por especies incrustantes (*Peyssonnelia harveyana*), mientras que en verano fueron abundantes las especies Rhodophyta y Ochrophyta de porte erguido. Según Klein & Verlaque (2009), la variación temporal observada difiere del patrón de estacionalidad típico de las comunidades del Mediterráneo debido a la alteración de la comunidad por parte de la especie no nativa *Caulerpa racemosa*.

C.- Seguimiento estacional de tres bancos de maërl someros.

En el estudio de las variaciones estacionales de la flora asociada de 3 bancos de maërl someros (Peña & Bárbara 2010b): Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m), Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6m) y Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m), se analizó la flora asociada y la relación de la epiflora con la fluctuación de dos parámetros ambientales, temperatura y densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD). Se confirmó la estacionalidad de la flora de maërl de Galicia a nivel de composición específica, formas de vida y grupos funcionales, en la que posiblemente se encuentren implicados más factores abióticos dado el patrón estacional observado en cada banco de maërl estudiado (Figs. 5-7). A la espera de un futuro estudio de seguimiento en fondos de maërl gallegos de mayor profundidad, como conclusión general se propone que los futuros programas de monitorización que se establezcan en la costa atlántica europea contemplen estudios en varios bancos de maërl con, al menos, dos muestreos al año (verano y finales de otoño-invierno) frente a uno por año recomendado para los fondos de maërl del Mediterráneo (PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008).

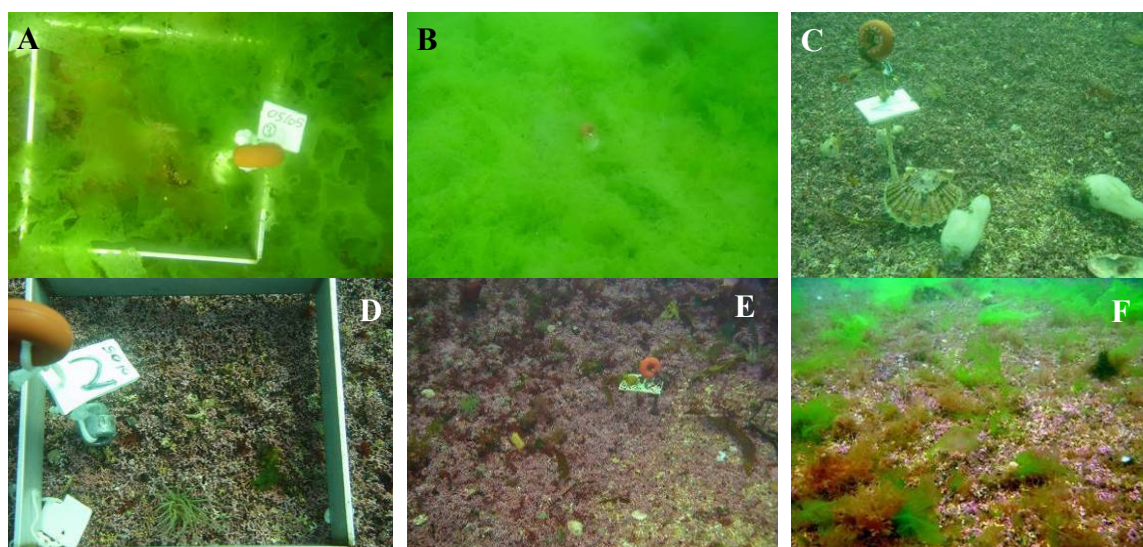


Figura 5. Variación temporal de la flora asociada del banco de maërl de seguimiento Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m). A-B: Elevada cobertura de *Ulva* spp. (mayo y julio de 2005, respectivamente). C-D. Elevada cobertura de especies de pequeño porte filamentosas como *Cladophora rhodolithicola*, *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae*, e incrustantes como *Cruoria cruoriaeformis* y *Peyssonnelia* spp. (noviembre de 2005 y enero de 2006, respectivamente). E. Ligeró aumento en la cobertura de especies de gran porte (marzo de 2006). F. Aspecto del banco de maërl con *Ulva* spp. y *Stenogramme interrupta* (mayo de 2006).

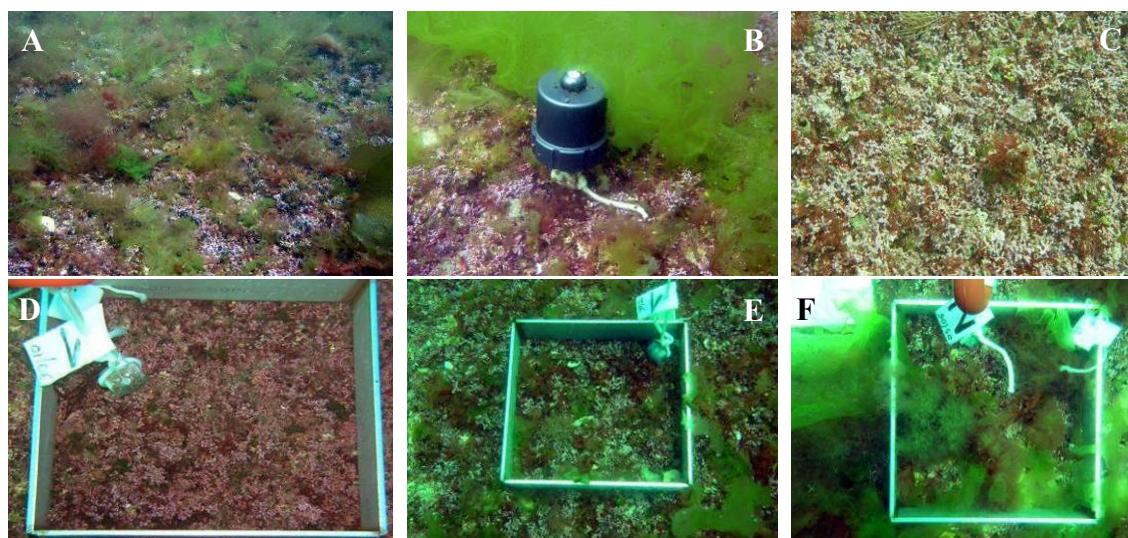


Figura 6. Variación temporal de la flora asociada del banco de maërl de seguimiento Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m). A. Moderada cobertura de *Cryptopleura ramosa*, *Calliblepharis ciliata*, *Dictyota dichotoma*, *Gracilaria gracilis*, *Stenogramme interrupta*, etc (mayo 2005). B. Alta cobertura de *Ulva* spp. junto con *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Stenogramme interrupta* (julio de 2005). C-D. Escasa cobertura de especies de gran porte, pero manteniendo una alta cobertura de especies de pequeño porte filamentosas como *Cladophora rhodolithicola* y *Gelidiella calcicola* e incrustantes como *Cruoria cruoriaeformis* y *Peyssonnelia* spp.- (noviembre de 2005 y enero de 2006, respectivamente). E. Aumento de *Ulva* spp. (mayo de 2006). F. Moderada cobertura de *Dictyota dichotoma* y *Ulva* spp. (julio de 2006.)

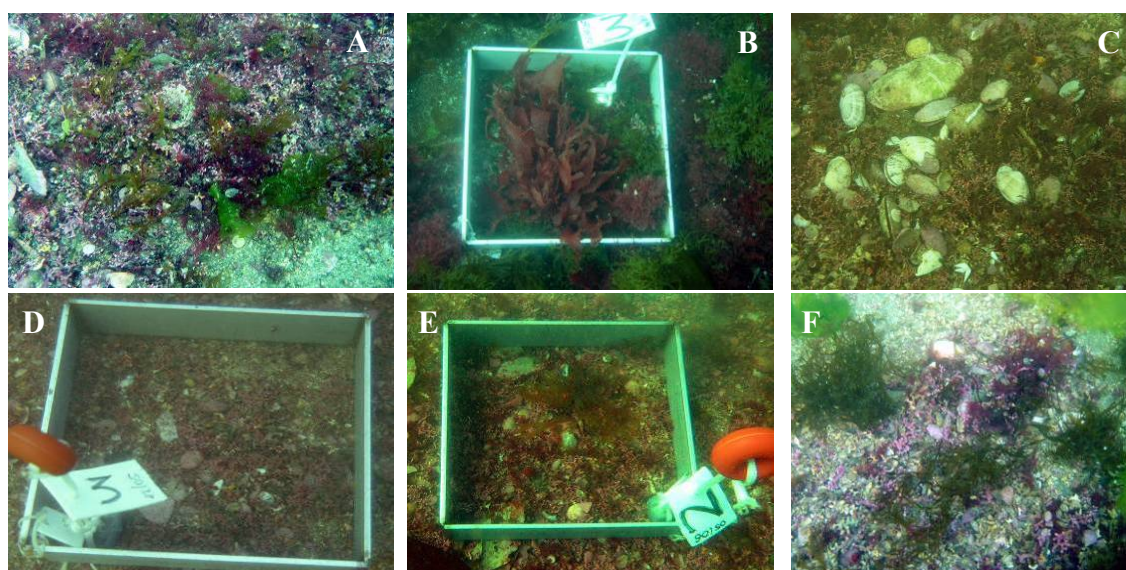


Figura 7. Variación temporal de la flora asociada del banco de maërl de seguimiento Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m). A. Moderada cobertura de *Dictyota dichotoma* (mayo 2005). B. Alta cobertura de *Calliblepharis ciliata* y *Dictyota dichotoma* (julio de 2005). C-D. Alta cobertura de especies de pequeño porte filamentosas como *Cladophora rhodolithicola*, *Gelidiella calcicola* y *Gelidium maggsiae*, e incrustantes como *Cruoria cruoriaeformis* y *Peyssonnelia* spp. (noviembre y diciembre de 2005, respectivamente). E. Ligeró aumento en la cobertura de especies de gran porte (mayo de 2006). F. Moderada cobertura de *Dictyota dichotoma* y *Ulva* spp. (julio de 2006.)

D.-Publicación.

A continuación se adjunta un trabajo relacionado con la variación estacional de los fondos de maërl en Galicia:

1.- Seasonal patterns in the maërl community of shallow European Atlantic beds and their use as a baseline for monitoring studies (2010b). *European Journal of Phycology*. En prensa.

Resumen:

Se presenta el estudio de seguimiento tres bancos de maërl someros (3-6 m) en Galicia (N.O. Península Ibérica) realizado durante un año con una frecuencia de muestreo de un mes y medio. En cada banco de maërl se estudió *in situ* la variación temporal de la flora asociada y de los parámetros temperatura y densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD). La temperatura media fue 11.9-17.5 °C, hasta 20 °C al final de la primavera-comienzos de verano e inferior a 12° C en invierno. El PPFD promedio obtenido fue 24-160 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con máximos de hasta 571 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en primavera, y mínimos registrados en diferentes épocas según el área de estudio. La variación de temperatura y PPFD fue correlacionada con cambios estacionales de la epiflora. La longitud del día y la temperatura mostraron una alta correlación con la flora asociada de Isla Benencia (Ría de Arousa) y de Isla Tambo (Ría de Pontevedra), respectivamente. Un total de 127 especies fueron identificadas (siete grupos funcionales), siendo las más abundantes las algas anuales. La riqueza específica y porcentaje de cobertura más elevado fue registrado en primavera y verano, mientras que los valores más bajos fueron observados en otoño e invierno. En cada banco de maërl fueron detectadas variaciones estacionales significativas, especialmente entre verano y otoño-invierno debido a la variación de cobertura de las especies foliosas *Ulva rigida* y *Dictyota dichotoma*. En el presente trabajo se propone que futuros planes de monitorización de fondos de maërl europeos deberían incluir varias áreas de estudio y muestreos en dos estaciones del año, preferentemente verano y final de otoño-invierno.

Eur. J. Phycol., (2010), ??(?): 1–17



Seasonal patterns in the maërl community of shallow European Atlantic beds and their use as a baseline for monitoring studies

VIVIANA PEÑA AND IGNACIO BÁRBARA

Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña, Campus de A Zapateira S/N, 15071, A Coruña, Spain

(Received 11 September 2009; revised 3 December 2009; accepted 11 December 2009)

A 1-year study of three shallow Atlantic maërl beds (3–6 m depth) located in NW Spain (Galicia) was conducted with a sampling frequency of 1.5 months. In each study site, temporal variation in the associated flora and two parameters, temperature and photosynthetic photon flux density (PPFD), were recorded in situ. Mean temperature range was 11.9–17.5°C, increasing up to 20°C in late spring–summer and decreasing to <12°C in winter. Mean PPFD was 24–160 µmol photons m⁻² s⁻¹; the maximum was recorded in spring (up to 571 µmol photons m⁻² s⁻¹). The variation in temperature and PPFD was correlated with seasonal changes in the flora. Day-length and temperature showed high correlation with the associated flora in Benencia Island (Ría de Arousa) and Tambo Island (Ría de Pontevedra), respectively. A total of 127 species was recorded (seven functional groups), the annual algae group being the most abundant. The highest species richness and total percent cover occurred in spring and summer, the lowest in autumn and winter. Significant seasonal differences were detected at each site, particularly between summer and autumn–winter, due to the foliose species *Ulva rigida* and *Dictyota dichotoma*. We propose that future monitoring of European Atlantic maërl beds should include several study areas and two sampling seasons (preferably summer and late autumn–winter).

Key words: associated flora, Atlantic Iberian Peninsula, maërl beds, monitoring, photosynthetic photon flux density, seasonality, seaweeds, temperature

Introduction

Maërl or rhodolith beds are marine calcareous formations distributed worldwide. They are generated by unattached non-geniculate coralline species of very slow growth rate (0.01–5 mm year⁻¹). They can be entirely composed of coralline algae (maërl) or have a non-algal core, usually termed a rhodolith (Adey & McKibbin, 1970; Bosence, 1983; Potin *et al.*, 1990; Foster, 2001; Blake & Maggs, 2003; Steller *et al.*, 2007). Maërl species are considered ecosystem engineers that provide a high-diversity habitat (Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL Team, 2003). In the temperate region, maërl beds are efficient producers of carbonate and contribute to the pH balance of seawater (Canals & Ballesteros, 1997; Bosence & Wilson, 2003; Martin *et al.*, 2007a). On European Atlantic coasts they are also considered productive ecosystems in which the associated flora is the main source of energy and community production (Martin *et al.*, 2005, 2007a, b; Grall *et al.*, 2006). However, maërl beds are vulnerable to several changes in the environment resulting from human

activities, such as direct exploitation, eutrophication, bottom fisheries, aquaculture, coastal dredging and invasion by non-native species (BIOMAERL Team, 1999, 2003; De Grave *et al.*, 2000; Hall-Spencer & Moore, 2000; Bordehore *et al.*, 2003; Grall & Hall-Spencer, 2003; Hall-Spencer *et al.*, 2003, 2006; Wilson *et al.*, 2004; Peña & Bárbara, 2008a; Riul *et al.*, 2009). In addition, their calcareous nature makes them susceptible to seawater acidification processes (Hall-Spencer *et al.*, 2008a; Martin & Gattuso, 2009). The fragmentation and burial of the maërl, and the reduction in the complexity and biodiversity of maërl beds, are the main consequences of these impacts.

Marked seasonality in the European Atlantic maërl-associated flora (Jacquotte, 1962; Cabioch, 1969; Maggs, 1983; Grall *et al.*, 2006) has been linked to variation in abiotic parameters, such as the photosynthetic photon flux density, temperature and hydrodynamic activity, especially in shallower beds (Hily *et al.*, 1992; Birkett *et al.*, 1998). Given the scarcity of time-series studies on European Atlantic maërl beds, monitoring studies were recommended across the OSPAR region.

Correspondence to: Viviana Peña. e-mail: vpena@udc.es

ISSN 0967-0262 print/ISSN 1469-4435 online/10/000001 17 © 2010 British Phycological Society
 DOI: 10.1080/09670261003586938

In addition to features related to the extent of the maërl bed and the percentage of live maërl, the monitoring of associated algae more or less confined to the maërl, such as *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiella calcicola*, *Halymenia latifolia* has been proposed (Hall-Spencer *et al.*, 2008b), including *Cladophora rhodolithicola* which was recently described from Atlantic European maërl beds (Leliaert *et al.*, 2009). Twice-annual monitoring has been carried out in late summer and late winter in Brittany (Hily & Grall, 2003). In the Mediterranean, recently proposed methods for monitoring the coralligenous and maërl communities suggested a lower sampling periodicity (once a year, preferably in summer-early autumn) due to the low seasonality in deep communities (PNUMA-PAM-CAR/ZEP, 2008; Klein & Verlaque, 2009). Jacquotte (1962) indicated that the seasonal variation of the associated flora in the Mediterranean is less conspicuous due to their deeper occurrence, where photosynthetic photon flux density became a crucial factor. However, there was an increase in 14 species in summer from a total of 29 associated maërl species (Jacquotte, 1962). In addition, Cabioch (1969) pointed out the occurrence of a similar summer algal association between the Mediterranean and Atlantic maërl beds.

Recent assessments and action plans for European maërl beds also recommended the study of environmental factors involved in the community dynamics and its disturbance (Hall-Spencer *et al.*, 2008b; PNUMA-PAM-CAR/ZEP, 2008). Temperature and PPFD are known to be important factors in maërl community metabolism, in nutrient fluxes, and in calcification and primary production processes (Adey & McKibbin, 1970; Martin *et al.*, 2007a, b; Steller *et al.*, 2007). In temperate Atlantic maërl beds, variations in the

primary production and calcification rates of *Lithothamnion corallioides* due to seasonal variation in temperature and PPFD have been pointed out (Martin *et al.*, 2005). Despite the importance of both abiotic parameters, only Ballesteros (1988, 1992), Martin *et al.* (2007a) and Sciberras *et al.* (2009) provided *in situ* measures of both environmental factors, from Atlantic and Mediterranean maërl beds, respectively. However, in the Atlantic study only short-term data, obtained during periods of incubation experiments, were provided.

For Iberian Atlantic maërl beds, several studies detected variation in the associated flora, with peaks of high and low diversity during the year (Bárbara *et al.*, 2004; Peña & Bárbara, 2006, 2008b). However, little is known about its relationship with the environmental conditions. The present work was carried out in three shallow Galician maërl beds (3–6 m depth), which are mainly composed of *Phymatolithon calcareum*. The main goal was to provide useful information about the maërl beds that can be taken into account for the establishment of future monitoring programmes on the European Atlantic coast. The present work focused on studying: (i) the variation of the associated flora throughout the year at three study sites, (ii) the variation of environmental parameters, photosynthetic photon flux density and temperature, throughout the year, and (iii) the correlation between the maërl-associated flora and variation in the photosynthetic photon flux density and temperature. In addition, a comparison of the associated flora in the three study sites was made.

Materials and methods

Study sites

Three shallow Galician maërl beds (Benencia Island, Tambo Island and Con de Pego; Fig. 1) were studied

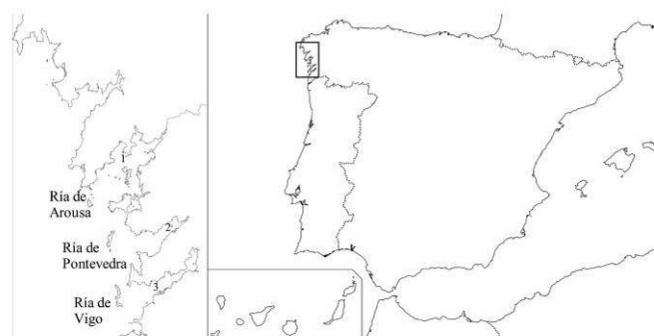


Fig. 1. Location of the study sites (NW Iberian Peninsula). Key: 1: Benencia Island (–3 m); 2: Tambo Island (–6 m); 3: Con de Pego (–4 m).

Seasonality in European Atlantic maërl beds

3

145 simultaneously, from May 2005 to July 2006. They are
located along the southern Galician rías (Ría de Arousa,
Ría de Pontevedra and Ría de Vigo, respectively) at
3–6 m depth below Admiralty Chart. The selection of
maërl beds was based on the recorded high living
150 maërl abundance, the absence of mussel rafts or any
aquaculture activity within these areas that could have
negative impacts on maërl (BIOMAERL Team, 1999,
2003; Hall-Spencer *et al.*, 2006; Peña & Bárbara,
2008a, b), and previous records of good conservation
status (Miranda, 1934; Koldijk, 1968; Seoane-Camba
155 & Campo-Sancho, 1968).

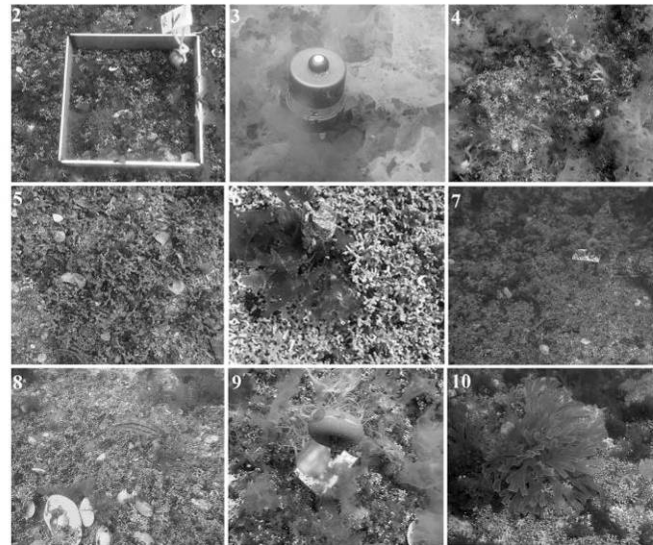
The maërl bed of Benencia Island (42°36.036'N;
08°52.459'W) is located within the Ría de Arousa with
an estimated area of 215 ha (Peña and Bárbara, 2008b).
160 It is affected by moderate tidal currents (0.10–0.20 m s⁻¹,
<http://www.meteogalicia.es>). The study site was estab-
lished at 3 m depth on the eastern side of the bed,
within a flat area estimated as 10 ha. The maërl bed of
Tambo Island (42°24.672'N; 08°42.797'W) is located
165 within the Ría de Pontevedra where tidal currents flow
at approximately 0.05 m s⁻¹ (García-Gil *et al.*, 2000). It
occupies a total area of 2.07 ha. The study site was estab-
lished at 6 m depth in the northwest of Tambo Island, in
a flat area of 0.24 ha. The maërl bed of Con de Pego
170 (42°15.498'N; 08°45.087'W) lies within the Ría de Vigo.
It is affected by tidal currents of approximately
0.10 m s⁻¹ (<http://www.meteogalicia.es>), occupies an

area of 28.76 ha, and the study site was established at
4 m depth, in a flat area of 10 ha.

Experimental procedure and collection of data

175

The three sites were sampled by SCUBA diving approxi-
mately every 45 days (periods of 1.5 months), from May
2005 to July 2006, except the period August–November
(>60 days) due to bad weather conditions. At each site,
the maërl-associated flora was collected in triplicate
180 quadrats of 25 × 25 cm (Fig. 2). Features such as living
maërl depth (cm), maërl cover (%) and alive/dead maërl
ratio (%) were recorded. Percentage cover of each asso-
ciated algal species was estimated as the vertical projec-
tion of sampling surface covered by the species. 185
Seawater and sediment samples were collected to
obtain the salinity range and sediment type. In order
to avoid re-sampling, the location of each replicate
was marked *in situ* with a weighted label indicating its
collection date. A temperature and PPFD (photosyn-
190 thetic photon flux density) datalogger (HOBO H8 in
submersible case SUBC2-GR, Onset Computer
Corporation) was deployed at each site (Fig. 3).
Dataloggers were replaced every 45 days (1.5 months)
at the time of sampling. Measures of temperature (°C) 195
and PPFD (μmol photons m⁻² s⁻¹) were registered every
24 min. Temperature and PPFD data were downloaded
using Box Car Pro 4.0 software (Onset Computer
Corporation). For each site and period, mean



Figs 2–10. Fig. 2. Collection of the maërl-associated flora. Fig. 3. Temperature and photosynthetic photon flux density data-
logger deployed on Benencia Island, July 2005. Fig. 4. Associated maërl flora recorded from Benencia Island in May 2005.
Fig. 5. Associated flora recorded from Tambo Island in November 2005. Figs 6, 7. Associated flora recorded from Benencia
Island in January 2006 and March 2006, respectively. Figs 8, 9. Associated flora recorded in May 2006 from Tambo Island and
Con de Pego, respectively. Fig. 10. Associated flora recorded from Benencia Island in July 2006.

200 temperature (\pm SD, standard deviation), maximum and
minimum temperature, mean PPFD (\pm SD), maximum
PPFD and day-length (hours of light day⁻¹) were calcu-
lated. Samples of the associated flora were fixed in 4%
205 formalin/seawater and preserved in total darkness at
4°C. In the laboratory, they were re-examined under
stereo- and compound microscopes to identify all asso-
ciated algal species. Representative specimens were
deposited in SANT-Algae Herbarium (acronyms
210 follow Holmgren *et al.*, 1990). Based on the life-form
groups proposed by Garbary (1976), the species were
arranged into three life-form groups: annual algae
(Ephemerophyceae and Hypnophyceae groups), peren-
nial algae (entire frond perennial, Phanerophyceae and
Chamaephyceae groups) and Hemiphanerophyceae
215 algae (only part of the frond persists, as reduced erect
frond or basal creeping portion). Following Steneck &
Dethier (1994), the flora was also divided into functional
groups: crustose, foliose, filamentous, corticated foliose,
terete, articulated calcareous and leathery.

220 *Statistical analyses*

Species richness and the total cover of all associated species
(mean \pm SD) were calculated for each sample as well
as for each functional group and life-form group.
Different diversity indices, such as the Shannon diversity
225 index (H') and the dominance indices of Simpson ($1 - \lambda$)
and Hill (N_{ec}) were obtained for each sample using the
statistical software package PRIMER 6.1.9 (Plymouth
Routines in Multivariate Ecological Research,
PRIMER-E). Based on the Bray-Curtis similarity
230 index, the similarity in species composition and abun-
dance among samples were analysed. Data were

previously double square root transformed. For each
study site, non-metric multidimensional scaling
(nMDS) ordinations were used to visualize patterns in
the data. Multivariate analyses ANOSIM and SIMPER
235 were carried out to test differences among sampling peri-
ods (1.5 months) and among seasons (spring, summer,
autumn and winter), as well as the contribution of each
species, life-form group and functional group. BIOENV
procedures were also carried out to test which multivariate
240 environmental pattern best matches the biotic varia-
tion; this was based on the Spearman coefficient between
abiotic and biotic similarity matrices. The environmental
variables related to temperature (mean, maximum and
minimum temperature) and PPFD (mean and maximum
245 PPFD, daylength) were included and normalized before
analysis. Abiotic matrices were obtained by calculating
the Euclidean distance. Similar multivariate analyses
(two-way ANOSIM, SIMPER) were carried out to test
differences among the study sites. 250

Results

Description of the study sites

Benencia Island (Ría de Arousa). The maërl cover
was high ($97 \pm 4\%$, $n = 27$), as was the proportion
of living maërl ($90 \pm 12\%$). Mean depth of the
255 living maërl layer was 9 ± 2 cm. The sediment was
mainly composed of gravel (60%) and coarse/
medium sand (36%). The salinity range was
27–33 psu. Mean temperature ranged from 12
to 17°C (Fig. 11a); maximum temperature was
260 19.4°C (June–July) and minimum 11.3°C
(January–February). Differences in temperature

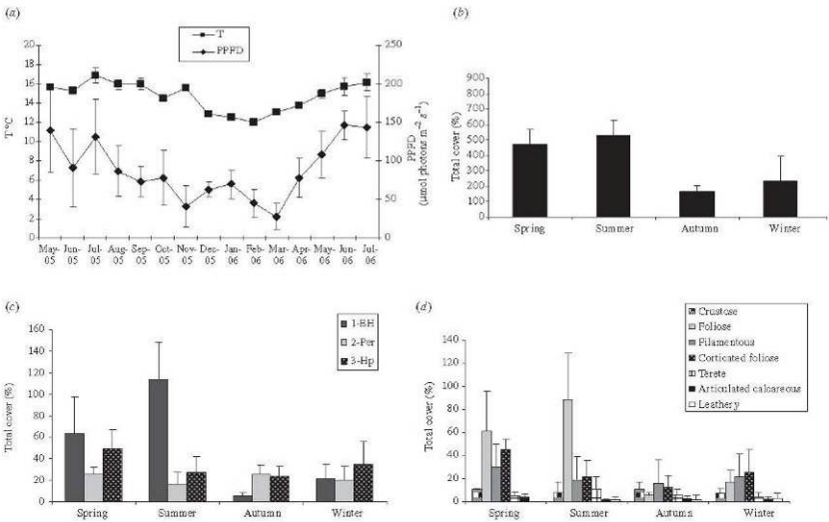


Fig. 11. Benencia Island. PPFD (μ mol photons $m^{-2} s^{-1}$; mean \pm SD) and temperature ($^{\circ}C$; mean \pm SD, $n = 22,683$) recorded *in situ* (a); total cover (%; mean \pm SD) of the associated species (b); life-form (c) and functional groups (d) recorded in each season.

Seasonality in European Atlantic maërl beds

5

were wider in late spring and summer (up to 6.5°C),
and narrower in winter and early spring (<1°C).
The mean PPFD range was 28–146 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Fig. 11a). The maximum PPFD recorded
ranged from 151 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (November) to 562 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (May).

A total of 94 associated algal species (including
life-history stages) were recorded: 75 Rhodophyta,
9 Ochrophyta and 10 Chlorophyta (Table 1).
Forty annual species, 21 perennial species and 33
Hemiphanerophyceae species were recorded.
Seven functional groups were registered: crustose
(6 species), filamentous (48), foliose (14), corticated
foliose (11), terete (10), articulated calcareous (3)
and leathery (2). Species richness (S) was low in
autumn and high in spring; Shannon diversity (H')
was high in spring, whereas the dominance indices
(1 – λ , N ∞) were high in autumn (Table 2). The
total cover of the associated flora ranged from
43% (January) to 180% (May 2005; Fig. 4).
Annual algae and Hemiphanerophyceae groups
increased in total cover in May and July (up to
66% and 124%, respectively), whereas they
remained low in November (3% and 18%, respec-
tively). A strong increase in total cover was also
detected in the foliose (5% in November to 103%
in August 2005) and corticated foliose (7% in
November to 48% in May 2006) functional
groups. With respect to the seasons, the lowest asso-
ciated flora cover was recorded in autumn, whereas
the highest value was detected in summer (Fig. 11b).
The annual algae group reached its highest cover in
summer, the Hemiphanerophyceae algae group in
spring, whereas the perennial algae group was
variable throughout the year (Fig. 11c). The
highest cover of the foliose and corticated foliose
functional groups occurred in late spring and
summer (Fig. 11d).

The nMDS ordination showed that samples col-
lected in spring–summer and autumn–winter were
separated from one another (Fig. 12). Significant
differences among periods and seasons were
detected for species, functional groups and life-
form groups (Table 3). The highest dissimilarity
was found between summer and winter (Table 4),
contributed by *Ulva rigida* (Fig. 3) and *Dictyota*
dichotoma (Fig. 10; Table 5). The annual algae
and the foliose groups also contributed to this dis-
similarity (Table 5). BIOENV procedures indicated
that ‘daylength’ and the combination of ‘day-
length, number hours light month⁻¹’ showed the
best correlation with the total species cover
($\rho_s = 0.79$), as well as with the total cover of life-
form and functional groups ($\rho_s = 0.7$).

Tambo Island (Ría de Pontevedra). The maërl
cover was $73 \pm 16\%$ ($n = 27$) and the proportion
of living maërl, $65 \pm 26\%$. The mean depth of the

living maërl layer was 3 ± 1 cm. The sediment was
mainly composed of coarse/medium sand (63%)
and gravel (32%). The salinity range was
30–33 psu. Mean temperature ranged from 12 to
16°C (Fig. 13a); the maximum temperature was
20.5°C (June 2005,) and the minimum 11.7°C
(March 2006). Differences in temperature were
wider in late spring and summer (up to 8.4°C),
whereas in winter temperature scarcely varied
(<1°C). Mean PPFD ranged from 24 to 87 μmol
 $\text{photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Fig. 12a), maximum PPFD
from 103 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (October 2005)
to 376 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (June 2006).

A total of 60 algal associated species (including
life history stages) were recorded: 48 Rhodophyta,
5 Ochrophyta and 7 Chlorophyta (Table 1).
Twenty-three annual species, 14 perennial species
and 23 Hemiphanerophyceae species were
recorded. Seven functional groups were registered:
crustose (4 species), filamentous (29), foliose (11),
corticated foliose (6), terete (6), articulated calcar-
eous (3) and leathery algae (1). Species richness (S)
was high in summer and low in autumn; H' and the
dominance indices (1 – λ , N ∞) were high in spring
(Table 2). Total cover of the associated flora
ranged from 71% (November 2005) to 275%
(July 2006). The Hemiphanerophyceae and the
annual algae groups increased in total cover in
May and July (up to 53% and 65%, respectively),
whereas they remained low in January (9% and
2%, respectively). An increase in total cover was
also detected in late spring and summer (May–
August 2005) in the foliose (126%) and corticated
foliose (53 %) functional groups. With respect to
their seasonal variation (Fig. 13b), highest asso-
ciated flora cover was recorded in summer and
the lowest in winter. The annual and
Hemiphanerophyceae algae groups also has their
maximum cover in summer, while the perennial
algae group remained high throughout the year
(Fig. 13c). The total cover of foliose and corticated
foliose groups increased in summer, whereas the
filamentous group remained high during autumn
and winter (Fig. 13d). The nMDS ordination
showed that samples collected in spring–summer
and autumn–winter were separated from one
another (Fig. 14). Differences among periods and
among seasons were significant for species, func-
tional groups and life-form groups (Table 3). The
highest dissimilarities were found between July and
December, as well as between summer and autumn
(Table 4), mainly related to *D. dichotoma* and
Plocanium cartilagineum (Table 5). With reference
to life-form and functional groups, the highest dis-
similarity was found between summer and winter
(Table 4) due to the abundance of the annual algae
and the foliose groups (Table 5). BIOENV proce-
dures indicated that the combination of ‘mean

V. Peña & I. Bárbara

6

Table 1. Maërl-associated flora (Rhodophyta, Ochrophyta and Chlorophyta) recorded at each site.

	Benencia Island	Tambo Island	Con de Pego	Life-form groups	Functional groups
Rhodophyta					
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin	+	+	+	1-EH	fol
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) J. Feldmann et G. Feldmann	—	—	+	1-EH	fil
<i>Aglaothamnion hookeri</i> (Dillwyn) Maggs et Hommersand	—	—	+	1-EH	fil
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i> (P. Crouan et H. Crouan) L'Hardy-Halos	+	—	—	1-EH	fil
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i> (Bonnemaïson) Feldmann-Mazoyer	+	—	+	1-EH	fil
<i>Ahnfeltiopsis devoniensis</i> (Greville) P.C. Silva et DeCew	+	—	—	2-Per	fil
<i>Anotrichum furcellatum</i> (J. Agardh) Baldock	+	+	+	1-EH	fil
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	+	+	+	1-EH	fil
<i>Antithamnion villosum</i> (Kützinger) Athanasiadis	—	+	—	1-EH	fil
<i>Antithamnionella ternifolia</i> (Hooker et Harvey) Lyle	+	+	+	1-EH	fil
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	+	—	+	1-EH	fol
<i>Boergesiella fruticulosa</i> (Wulfen) Kylin	+	—	+	3	fil
<i>Bonnemaïsonia asparagoides</i> (Woodward) C. Agardh	+	—	+	1-EH	teret
<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough et Woodward) F. Schmitz	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützinger	+	+	+	3-Hp	cort-fol
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough et Woodward) Kützinger	+	+	+	3-Hp	cort-fol
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) Gray	—	—	+	1-EH	fil
<i>Calliphylis laciniata</i> (Hudson) Kützinger	+	+	+	3-Hp	cort-fol
<i>Ceramium echinotum</i> J. Agardh	+	—	—	1-EH	fil
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye	—	—	+	1-EH	fil
<i>Ceramium tenuicorne</i> (Kützinger) Waern	—	+	—	1-EH	fil
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	+	—	+	1-EH	fil
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	+	—	+	2-Per	teret
<i>Chondracanthus teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützinger	+	—	—	2-Per	teret
<i>Chondria coerulescens</i> (J. Agardh) Falkenberg	+	—	+	3-Hp	teret
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	+	+	+	3-Hp	teret
<i>Chondria scintillans</i> Feldmann	+	+	+	3-Hp	teret
<i>Chyloclella verticillata</i> (Lightfoot) Bliding	—	—	+	1-EH	teret
<i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga	+	—	+	1-EH	fil
<i>Compsothamnion thuyoides</i> (Smith) Nägeli	+	—	+	1-EH	fil
<i>Corallina elongata</i> J. Ellis et Solander	+	+	+	2-Per	art-cal
<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus	+	+	—	2-Per	art-cal
<i>Cruoria cruoriaeformis</i> (P. Crouan et H. Crouan) Denizot	+	+	+	2-Per	crust
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) Kylin ex Newton	+	+	+	1-EH	fol
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey	—	+	—	1-EH	fil
<i>Drachiella spectabilis</i> J. Ernst et Feldmann	—	—	+	3	fol
<i>Dudresnaya verticillata</i> (Withering) Le Jolis	—	—	+	1-EH	fil
<i>Erythroglomus laciniatum</i> (Lightfoot) Maggs et Hommersand	+	+	+	3-Hp	fol
<i>Erythroglomus lusitanicum</i> Ardré	+	+	+	3-Hp	fol
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	+	—	+	1-EH	fil
<i>Falkenbergia rufolanosa</i> (Harvey) F. Schmitz stadium	+	+	+	1-EH	fil
<i>Gastroclonium reflexum</i> (Chauvin) Kützinger	—	—	+	3-Hp	fil
<i>Gayliella flaccida</i> (Harvey ex Kützinger) T.O. Cho et L.J. McIvor	+	+	+	1-EH	fil
<i>Gelidiella calcicola</i> Maggs et Guiry	+	+	+	2-Per	fil
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	+	—	—	2-Per	fil
<i>Gelidium maggsiae</i> Rico et Guiry	+	+	—	2-Per	fil
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	+	—	—	2-Per	fil
<i>Gracilaria gracilis</i> (Stackhouse) Steentoft, Irvine et Farnham	+	+	+	3-Hp	teret
<i>Gracilaria multipartita</i> (Clemente) Harvey	+	+	+	2-Per	teret
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne	—	—	+	1-EH	fil
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh	+	—	—	2-Per	cort-fol
<i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodward) Kützinger	+	—	+	3-Hp	fil
<i>Cruoria rosea</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) P.L. Crouan et H.M. Crouan stadium	+	—	—	2-Per	crust
<i>Haburus flosculosus</i> (J. Ellis) Maggs et Hommersand	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Heterosiphonia japonica</i> Yendo	+	—	+	1-EH	fil
<i>Heterosiphonia phanosa</i> (J. Ellis) Batters	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Hildenbrandia rubra</i> (Sommerfeldt) Meneghini	—	+	—	2-Per	crust
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins et Hervey	+	+	+	3-Hp	fol
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) Lamouroux	+	+	+	2-Per	art-cal
<i>Jania rubens</i> var. <i>corniculata</i> (Linnaeus) Yendo	—	—	+	2-Per	art-cal
<i>Kallymentia reniformis</i> (Turner) J. Agardh	+	—	+	3-Hp	cort-fol
<i>Lithophilum incrustans</i> Philippi	+	—	—	2-Per	crust

(continued)

Seasonality in European Atlantic maërl beds

7

Table 1. Continued.

	Benencia Island	Tambo Island	Con de Pego	Life-form groups	Functional groups
<i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye	+	—	—	3-Hp	fil
<i>Lomentaria clavellata</i> (Turner) Gailion	—	—	+	3-Hp	fil
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) Lamouroux	+	—	—	2-Per	crust
<i>Mesophyllum lichenoides</i> (J. Ellis) M. Lemoine	—	—	+	2-Per	crust
<i>Microcladia glandulosa</i> (Solander ex Turner) Greville	+	—	—	1-EH	fil
<i>Monosporus pedicellatus</i> (Smith) Solier	—	+	+	1-EH	fil
<i>Myriogramme minuta</i> Kytin	—	—	+	3-Hp	fol
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	+	+	+	1-EH	fol
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) Falkenberg	—	+	+	3-Hp	fil
<i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse	+	—	—	2-Per	teret
<i>Peyssonellia</i> spp.	+	+	+	2-Per	crust
<i>Phyllophora crispata</i> (Hudson) P.S. Dixon	—	+	—	2-Per	teret
<i>Pleonosporium borrii</i> (J. E. Smith) Nägeli	+	+	+	1-EH	fil
<i>Pleonosporium flexuosum</i> (C. Agardh) Bornet ex De Toni	—	—	+	1-EH	fil
<i>Placodium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon	+	+	+	3-Hp	cort-fol
<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun et Norris	+	—	—	1-EH	fil
<i>Polysiphonia elongata</i> (Hudson) Sprengel	+	—	—	3-Hp	fil
<i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville	+	—	+	1-EH	fil
<i>Porphyrostomium boryanum</i> (Montagne) P. Silva	—	—	+	1-EH	fil
<i>Pterocladia capillacea</i> (Gmelin) Santelices and Hommersand	+	+	—	2-Per	fil
<i>Pterosiphonia ardeana</i> Maggs et Hommersand	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Pterosiphonia complanata</i> (Clemente) Falkenberg	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Pterosiphonia parasitica</i> (Hudson) Falkenberg	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Pterosiphonia pennata</i> (C. Agardh) Falkenberg	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Pterothamnion crispum</i> (Ducluzeau) Nägeli	+	—	+	3-Hp	fil
<i>Pterothamnion plumula</i> (Ellis) Nägeli	—	—	+	3-Hp	fil
<i>Ptilothamnion sphaericum</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan ex J. Agardh) Maggs et Hommersand	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss	+	+	+	3-Hp	fol
<i>Rhodothamniella floridula</i> (Dillwyn) Feldmann	+	—	+	3-Hp	fil
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (Lamouroux) Silva	—	—	—	2-Per	teret
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann	—	—	+	1-EH	fil
<i>Scinaia interrupta</i> (A.P. de Candolle) M.J. Wynne	—	+	—	1-EH	teret
<i>Spermothamnion repens</i> (Dillwyn) Rosenvinge	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Sphondyliothamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli	+	—	+	3-Hp	fil
<i>Spyridia griffithsiana</i> (Smith) Zuccarello, Prud'homme van Reine et Stegenga	+	—	+	3-Hp	fil
<i>Stenogramme interrupta</i> (C. Agardh) Montagne ex Harvey	+	+	+	3-Hp	cort-fol
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M. Drew	+	—	—	1-EH	fil
<i>Tiffaniella capitata</i> (Schousboe ex Bornet) Doty et Meñez	+	+	+	3-Hp	fil
<i>Trallitella intricata</i> Batters stadium	+	—	+	1-EH	fil
Ochrophyta					
<i>Asperococcus bullosus</i> Lamouroux	+	—	—	1-EH	cort-fol
<i>Calpomenia peregrina</i> (Sauvageau) Hamel	+	—	+	1-EH	cort-fol
<i>Cutleria multifida</i> (Smith) Greville	+	—	—	1-EH	cort-fol
<i>Aglaozonia parvula</i> (Greville) Zanardini stadium	+	+	+	2-Per	crust
<i>Desmarestia dresnayi</i> Lamouroux ex Leman	+	—	—	1-EH	cort-fol
<i>Desmarestia ligulata</i> (Stackhouse) Lamouroux	—	—	+	1-EH	leat
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	+	+	+	1-EH	fol
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützinger	—	+	—	2-Per	fil
<i>Liebmannia leveillei</i> J. Agardh	+	—	—	1-EH	teret
<i>Punctaria latifolia</i> Greville	—	+	—	1-EH	cort-fol
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	+	—	—	3-Hp	leat
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	—	—	+	2-Per	fil
<i>Sphacelaria plumula</i> Zanardini	—	—	+	2-Per	fil
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar	+	+	+	1-EH	leat
Chlorophyta					
<i>Chaetomorpha linum</i> (Müller) Kützinger	+	+	+	1-EH	fil
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützinger	+	+	+	1-EH	fil
<i>Cladophora rhodolithicola</i> Leliaert	+	+	+	2-Per	fil
<i>Derbesia tenuissima</i> (Moris et De Notaris) P.L. Crouan et H.M. Crouan	+	+	+	1-EH	fil
<i>Ulothrix subflaccida</i> Wille	+	—	—	1-EH	fil
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	—	+	+	1-EH	fol
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	+	+	+	1-EH	fol

(continued)

Table 1. Continued.

	Benencia Island	Tambo Island	Con de Pego	Life-form groups	Functional groups
<i>Ulva rotundata</i> Bliding	+	–	+	1-EH	fol
<i>Ulva scandinavica</i> Bliding	+	–	–	1-EH	fol
<i>Ulvaria obscura</i> (Kützting) Gayral ex C. Bliding	+	+	+	1-EH	fol
<i>Ulvela lens</i> P.L. Crouan et H.M. Crouan	+	–	–	1-EH	fol

Life-form and functional groups are shown: 1-EH: annual; 2-Per: perennial; 3-Hp: Hemiphanerophyceae; crust: crustose; fol: foliose; fil: filamentous; cort-fol: corticated foliose; teret: terete; art-cal: articulated calcareous; leat: leathery.

Table 2. Diversity measures (mean \pm SD) obtained for each study site and season ($n = 6$; summer $n = 9$).

		S	H'	1 – λ	Noc
Spring	Benencia Island	34.83 \pm 5.56	2.74 \pm 0.24	0.88 \pm 0.05	4.16 \pm 1.17
	Tambo Island	20.83 \pm 6.11	2.36 \pm 0.37	0.86 \pm 0.04	5.27 \pm 1.81
	Con de Pego	35.83 \pm 5.34	2.79 \pm 0.08	0.90 \pm 0.006	4.83 \pm 0.28
Summer	Benencia Island	30.66 \pm 7.05	2.01 \pm 0.67	0.66 \pm 0.20	2.59 \pm 1.96
	Tambo Island	21.11 \pm 4.40	2.01 \pm 0.28	0.78 \pm 0.06	3.15 \pm 0.66
	Con de Pego	41.22 \pm 3.86	2.99 \pm 0.34	0.89 \pm 0.08	7.13 \pm 3.27
Autumn	Benencia Island	23.16 \pm 1.94	2.73 \pm 0.10	0.90 \pm 0.01	6.07 \pm 1.48
	Tambo Island	13.66 \pm 4.41	1.98 \pm 0.15	0.79 \pm 0.01	2.64 \pm 0.18
	Con de Pego	37.66 \pm 2.87	2.80 \pm 0.12	0.89 \pm 0.01	4.78 \pm 0.93
Winter	Benencia Island	24.16 \pm 8.20	2.71 \pm 0.27	0.90 \pm 0.02	5.61 \pm 1.46
	Tambo Island	15.83 \pm 2.13	1.82 \pm 0.12	0.76 \pm 0.02	2.57 \pm 0.23
	Con de Pego	36.33 \pm 1.96	2.96 \pm 0.13	0.82 \pm 0.03	6.75 \pm 2.18

Key: S: species richness; H': Shannon diversity index; 1 – λ : dominance Simpson index; Noc: Hill number.

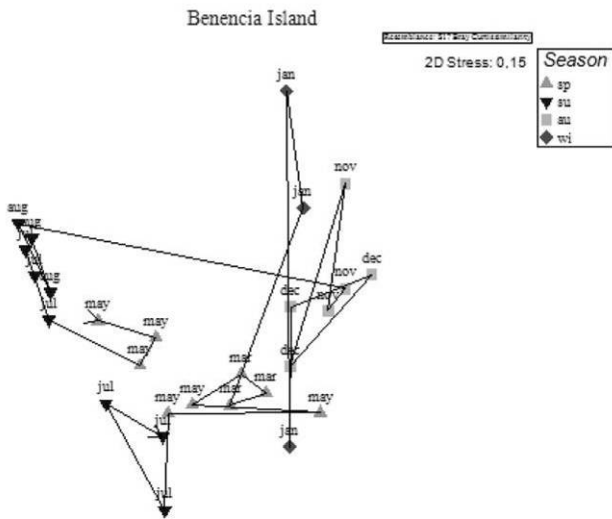


Fig. 12. Non-metric multidimensional scaling ordination of samples collected in Benencia Island (–3 m). The trajectory of samples collected from May 2005 to July 2006 was also plotted.

Seasonality in European Atlantic maërl beds

9

Table 3. ANOSIM test calculated for each study site among periods and seasons for species, life-form groups and functional groups.

		Period		Season	
		Global R	Significance (%)	Global R	Significance (%)
Benencia Island	Species	0.497	0.1	0.599	0.1
	Life-form groups	0.575	0.1	0.708	0.1
	Functional groups	0.499	0.1	0.606	0.1
Tambo Island	Species	0.751	0.1	0.410	0.1
	Life-form groups	0.494	0.1	0.598	0.1
	Functional groups	0.382	0.1	0.467	0.1
Con de Pego	Species	0.621	0.1	0.285	0.2
	Life-form groups	0.168	4.3	0.205	0.1
	Functional groups	0.066	22	0.11	8.5

Notes: Bold type indicates significant differences. Number of permutations = 999.

Table 4. SIMPER results for each study site based on species composition, life-form and functional groups. Similarity (%) for each season and the most dissimilar seasonal comparison (%) are given.

		Similarity spring (%)	Similarity summer (%)	Similarity autumn (%)	Similarity winter (%)	Dissimilarity seasons (%)
Benencia Island	Species	62.00	55.80	58.74	36.29	Summer-winter (59.37%)
	Life-form groups	87.63	86.63	89.04	74.41	Summer-winter (35.53%)
	Functional groups	87.40	77.76	78.25	63.44	Summer-autumn (37.05%)
Tambo Island	Species	63.38	58.91	73.40	79.80	Summer-autumn (48.90%)
	Life-form groups	84.08	83.48	86.00	91.82	Summer-winter (40.15%)
	Functional groups	79.56	77.80	86.15	90.80	Summer-winter (38.38%)
Con de Pego	Species	69.85	58.58	78.83	81.18	Summer-winter (42.79%)
	Life-form groups	84.38	81.57	93.27	93.36	Spring-summer (18.62%)
	Functional groups	88.41	76.90	91.77	93.86	Summer-autumn (18.54%)

temperature, minimum temperature and maximum temperature' showed the best correlation with the total species cover ($\rho_s = 0.4$). Whereas the combination of 'daylength, mean temperature, maximum temperature and minimum temperature' showed the best correlation with total cover of life-form ($\rho_s = 0.38$) and functional ($\rho_s = 0.32$) groups.

Con de Pego (Ria de Vigo). The mean maërl cover was $87 \pm 10\%$ ($n = 27$) and the proportion of living maërl $87 \pm 17\%$. The mean depth of the living maërl layer was 5 ± 2 cm. The sediment was mainly composed of gravel (53%) and coarse/medium sand (42%). The salinity range was 29–33 psu. Mean temperature ranged from 12°C to 17°C (Fig. 15a); maximum temperature was 19.8°C (June 2005) and minimum 11.7°C (March). In late spring and summer temperature showed the highest variation (up to 6.9°C, June 2005), whereas in winter and early spring it scarcely varied (<1°C, March). Mean PPFD ranged from 49 to 160 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 13a). The maximum PPFD ranged from 190 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (December) to 571 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (May 2006).

A total of 90 algal associated species (life history stages included) were recorded in Con de Pego

(75 Rhodophyta, 7 Ochrophyta and 8 Chlorophyta, Table 1). Forty-one annual species, 13 perennial species and 36 Hemiphanerophyceae species were recorded. Seven functional groups were registered: crustose (4 species), filamentous (51), foliose (15), corticated foliose (7), terete (8), articulated calcareous (3) and leathery (2). Species richness, H' , and the dominance index, $1 - \lambda$, varied slightly from spring to summer, whereas N_{oc} was high in summer and low in autumn (Table 2). The total cover of the associated flora ranged from 119% (May 2005) to 284% (July 2006). The total cover of the life-form groups was variable; the annual algae group remained low in May 2006 (33%; Fig. 9), whereas it was high during May–August 2005 (55–84%). Total cover of the Hemiphanerophyceae algae group was lower in summer 2005 (43–45%) than in summer 2006 (up to 122%), and in the autumn and winter months (>50%). The total cover of the corticated foliose and the filamentous groups remained high throughout the study (22% and 40%, respectively), even higher in July 2006 (54% and 128%) than in July 2005 (19% and 46%). With regard to their seasonal variation, total associated flora cover was slightly higher in summer than autumn (Fig. 15b). The highest total cover of the annual

V. Peña & I. Bárbara

10

Table 5. Summary of SIMPER results obtained for each season and study site, in terms of species, life-form and functional groups.

Species	Similarity spring (%)			Similarity summer (%)			Similarity autumn (%)			Similarity winter (%)			Dissimilarity (%)		
	BE	TA	PE	BE	TA	PE	BE	TA	PE	BE	TA	PE	BE	TA	PE
<i>Callithaphis jubata</i>	6.55	—	5.85	4.78	—	3.94	2.73	—	2.18	8.89	—	4.82	3.38	1.66	1.83
<i>Cladophora rhodolichnola</i>	3.11	5.88	7.83	3.91	3.06	5.83	4.06	6.35	10.71	11.27	4.52	8.45	1.16	2.06	3.08
<i>Cruoria crurinaefornis</i>	6.31	4.52	5.85	3.94	3.88	4.73	9.66	5.88	6.69	11.27	6.23	4.82	0.85	—	2.38
<i>Cryptopleura ramosa</i>	6.77	2.78	6.89	3.64	—	3.68	5.38	—	6.56	3.98	—	8.45	3.02	3.95	4.82
<i>Dictyota dichotoma</i>	5.75	8.75	—	8.14	23.71	3.26	2.21	6.08	—	—	4.20	1.89	6.53	15.19	1.63
<i>Gelidium calcicola</i>	4.38	17.91	—	3.71	11.52	2.04	7.85	25.43	4.52	4.34	25.52	5.98	1.75	6	4
<i>Gelidium nagasaki</i>	—	9.44	—	—	5.61	—	—	10.46	—	—	19.62	—	1.18	6.92	—
<i>Lichmanzia lewkei</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.45	—	—
<i>Peysomella</i> spp.	6.31	13.05	5.85	3.92	5.31	4.43	8.26	13.14	6.69	11.27	13.46	4.82	1.93	3.73	2.21
<i>Plocanium cartilagineum</i>	3.23	9.64	3.98	3.62	14.36	3.76	3.56	13.78	2.18	2.96	6.18	1.89	0.91	7.28	2.15
<i>Spyridia griffithiana</i>	3.73	—	6.26	2.88	—	5.21	2.10	—	4.52	—	—	4.23	2.49	—	1.70
<i>Stenogramme interrupta</i>	11.07	4.27	—	7.12	—	4.54	12.02	—	8.17	11.27	—	6.41	2.34	2.19	2.59
<i>Ulva rigida</i>	2.59	—	—	22.72	—	4.29	—	—	—	4.34	—	—	16.08	3.66	6.48
Life-form group															
Annual algae	34.22	22.77	28.63	56.78	37.83	40.31	16.65	14.67	24.18	26.01	10.86	31.28	74.86	42.55	32.86
Perennial	28.82	48.12	29.92	18.40	24.13	22.88	43.13	55.25	40.34	31.27	67.42	34.31	13.86	27.56	44.20
Hemiphyanerophyceae	36.95	29.11	41.45	24.82	38.04	36.82	40.22	30.08	35.48	42.72	21.72	34.41	11.28	29.89	22.94
Functional group															
Crustose	14.11	22.44	14.44	8.71	11.61	12.54	19.06	23.37	18.51	12.92	25.79	12.79	8.23	10.03	17.75
Foliose	23.31	20.01	19.35	40.70	34.77	24.55	16.40	12.91	18.48	25.50	10.45	24.20	43.22	36.54	22.02
Filamentous	22.21	34.28	29.10	17.70	21.47	31.79	25.40	37.80	29.36	25.98	46.21	33.13	11.11	20.31	16.99
Corticated foliose	27.07	15.67	22.45	18.01	23.67	17.33	19.38	18.04	18.12	20.05	10.22	18.91	13.95	22.85	21.31

Notes: Bold type indicates the species, life-form and functional group contributing most strongly to the seasonal pattern.

Abbreviations: BE: Benencia Island; TA: Tambo Island; PE: Con de Pego.

Seasonality in European Atlantic maërl beds

11

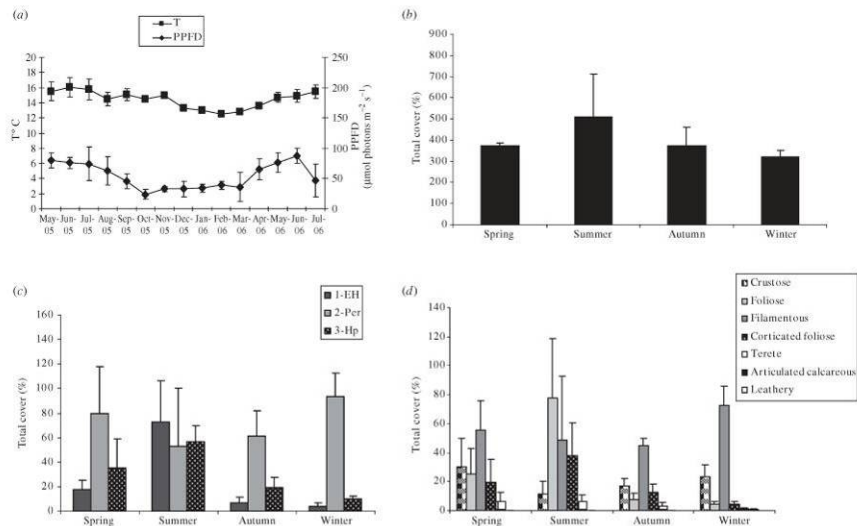


Fig. 13. Tambo Island. Photosynthetic photon flux density ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$; mean \pm SD) and temperature ($^{\circ}\text{C}$; mean \pm SD, $n = 22\,683$) recorded *in situ* (a); total cover (%; mean \pm SD) of the associated species (b), life-form (c) and functional groups (d) recorded in each season.

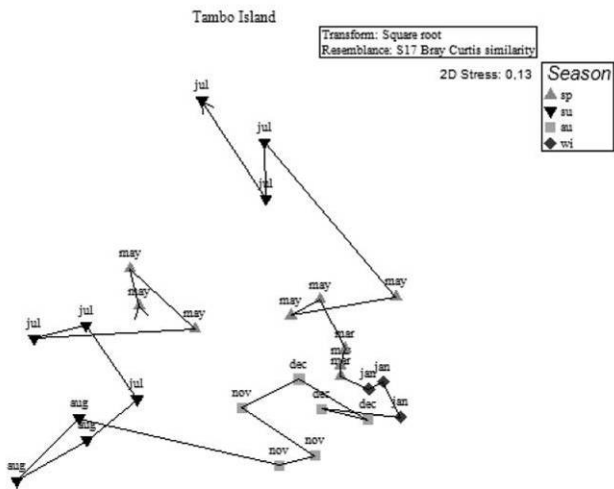


Fig. 14. Non-metric multidimensional scaling ordination of samples collected from Tambo Island (-6 m). The trajectory of samples collected from May 2005 to July 2006 was also plotted.

algae and Hemiphanerophyceae algae groups was recorded in summer and spring, respectively, however, cover of both groups did not drop in autumn and winter. Total cover of the perennial algae

group remained high throughout the study (Fig. 15c). The total cover of the corticated foliose, foliose and filamentous groups was high throughout the year (Fig. 15d), although highest in spring

435

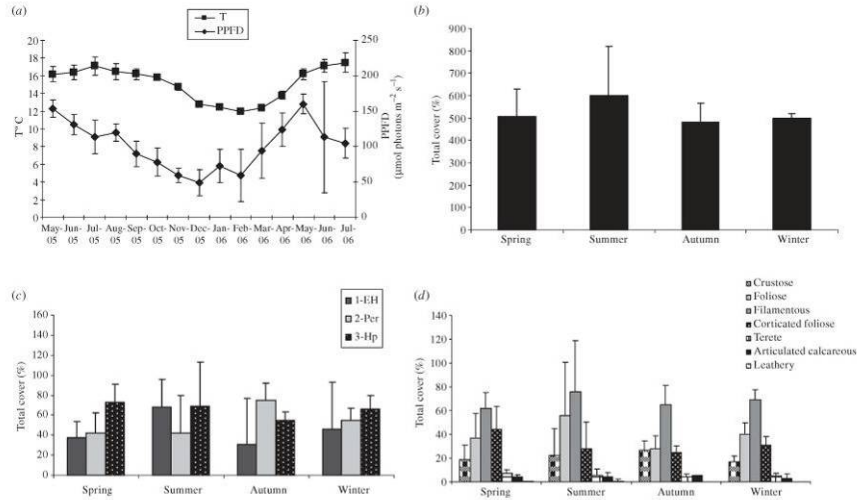


Fig. 15. Con de Pego. Photosynthetic photon flux density ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$; mean \pm SD) and temperature ($^{\circ}\text{C}$; mean \pm SD, $n = 22\,683$) recorded *in situ* (a); total cover (%; mean \pm SD) of the associated species (b), life-form (c) and functional (d) groups recorded in each season.

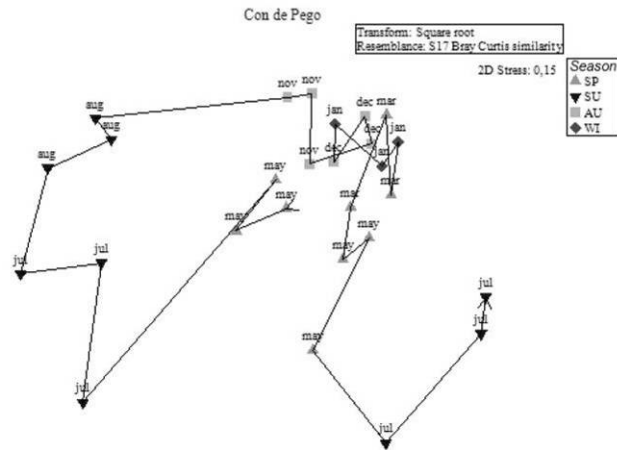


Fig. 16. Non-metric multidimensional scaling ordination of samples collected from Con de Pego (-4 m). The trajectory of samples collected from May 2005 to July 2006 was also plotted.

(corticated foliose) and summer (foliose and filamentous). The nMDS ordination showed that samples collected in spring-summer and autumn-winter were separated from one another (Fig. 16). Significant differences in species composition were detected among periods and seasons, but not for life-form and functional groups (Table 3). High

dissimilarities were found between July and December, due to *Cladophora rhodolithicola*, and between summer and winter (Table 4), due to *U. rigida* and *Cryptopleura ramosa* (Table 5). The highest dissimilarity for the life-form groups was found between summer and autumn (Table 4) due to the abundance of the perennial algae group

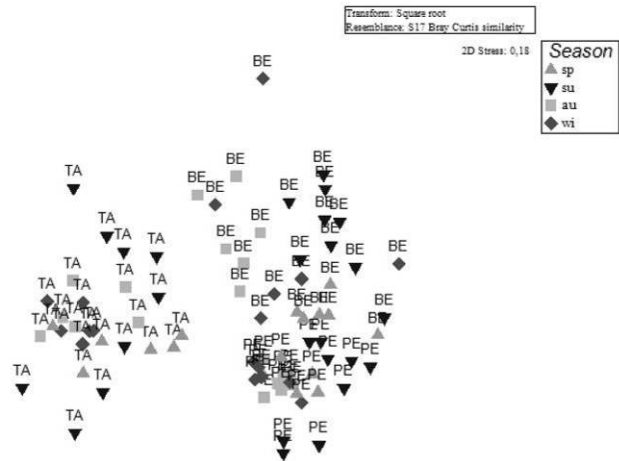


Fig. 17. Non-metric multidimensional scaling ordination of samples collected from the three maërl beds: Benencia Island (BE), Tambo Island (TA) and Con de Pego (PE).

Table 6. Results of two-way ANOSIM analyses (periods \times monitoring site and season \times monitoring site) for species, life-form and functional groups. Bold type indicates significant differences. Number of permutations = 999.

		Period \times monitoring site				Season \times monitoring site			
		Period		Monitoring site		Season		Monitoring site	
		Global R	Significance (%)	Global R	Significance (%)	Global R	Significance (%)	Global R	Significance (%)
Mean cover (%)	Species	0.398	0.1	0.875	0.1	0.372	0.1	0.843	0.1
Total cover (%)	Species	0.069	35.8	0.694	3.1	0.235	4.7	0.758	0.1
	Life-form groups	0.078	36.1	0.639	0.9	0.452	0.4	0.742	0.1
	Functional groups	0.039	43.3	0	52	0.430	0.2	0.465	0.1

(Table 5). With reference to functional groups, spring and summer were the less similar seasons (Table 4) due to the foliose group contribution (Table 5). BIOENV procedures indicated very low correlation with the environmental parameters studied. The best correlation with the total species and functional group cover was found with 'minimum temperature' ($\rho_s=0.12$ and 0.15 , respectively). Whereas the combination of 'number of hours of light month⁻¹, maximum PPFD and minimum temperature' showed the best correlation with total cover of life-form groups ($\rho_s=0.17$).

Comparison among the shallow maërl beds

The nMDS ordination showed differences between the associated flora of Tambo Island and those recorded in Benencia Island and Con de Pego

(Fig. 17). Significant differences in species composition (mean cover and total cover), life-form (total cover) and functional (total cover) groups were detected among the study sites and seasons (Table 6). Only differences in the mean species cover were significant among the periods; however, among sites across the periods, differences in the species composition (mean cover and total cover) and life-form groups were detected. Benencia Island and Con de Pego shared 62% dissimilarity with Tambo Island (Table 7). *Gelidiella calcicola*, *U. rigida*, *Gelidiella maggsiae*, *C. rhodolithicola* and *D. dichotoma* contributed most to the dissimilarity among the maërl beds (Table 7). Summer was the least similar season among the three sites (Table 7), whereas autumn and winter were the most similar, due to perennial filamentous and crustose species, such as *G. calcicola*, *C. cruoriaeformis*, *Peyssonnelia* spp. and *C. rhodolithicola*. Across

V. Peña & I. Bárbara

14

Table 7. Summary of the two-way SIMPER analyses. Dissimilarity (%) between pairs of study sites, and similarity (%) and dissimilarity (%) among the study sites are shown, as well as their contributing species.

	Dissimilarity between pair of monitoring sites (%)			Similarity among monitoring sites (%)				Dissimilarity among monitoring sites (%) Summer-autumn
	TA-BE	TA-PE	PE-BE	Spring	Summer	Autumn	Winter	
<i>Calliblepharis jubata</i>	3.86	3.25	2.40	3.86	3.09	1.56	4.35	2.59
<i>Cladophora rhodolithicola</i>	1.28	4.51	5.14	5.26	4.28	7.18	6.38	2.63
<i>Cruoria cruoriaeformis</i>	2.31	1.98	2.49	6.83	3.97	9.47	8.19	3.24
<i>Cryptopleura ramosa</i>	2.69	3.86	3.18	5.08	3.70	4.03	4.78	2.94
<i>Dictyota dichotoma</i>	4.66	4.70	2.63	5.07	11.79	2.75	2.62	7.73
<i>Gelidium calcicola</i>	7.10	5.13	1.50	7.45	5.80	12.19	12.14	3.38
<i>Gelidium maggsiae</i>	6.25	5.32	0.59	3.06	2.21	3.42	7.27	2.69
<i>Liebmannia levellei</i>	0.80	—	0.78	—	—	—	—	0.90
<i>Peyssonnelia</i> spp.	2.92	1.77	2.41	7.88	4.58	9.08	9.03	3.12
<i>Plocamium cartilagineum</i>	5.32	3.21	1.85	4.89	7.34	6.31	4.40	3.12
<i>Spyridia griffithsiana</i>	2.05	4.30	3.02	3.91	2.70	2.26	2.15	0.92
<i>Stenogramme interrupta</i>	3.42	4.44	2.81	9.01	4.62	7.01	5.83	2.00
<i>Ulva rigida</i>	6.73	2.42	5.02	2.17	9.01	—	—	9.70
Total (%)	62.62	62.39	51.40	65.24	57.5	70.69	68.02	49.17

Notes: Bold type indicates the species contributing most strongly to each comparison.
Abbreviations: BE: Benencia Island; TA: Tambo Island; PE: Con de Pego.

the monitoring sites, the highest seasonal dissimilarity was found between summer and autumn, mainly due to *U. rigida* and *D. dichotoma*.

Discussion

Seasonal variation in temperature and photosynthetic photon flux density

Mean PPFD and temperature records of the Galician maërl beds were compared with data for a shallow maërl bed (2–9 m depth) in Brittany (Martin *et al.*, 2007a). In both European Atlantic areas, the maërl beds are influenced by input from rivers (Varela *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2007a), although the maximum tidal range is higher in the Breton area, up to 7.3 m, as opposed to 4 m in the Galician rias (Rey, 1993). The maximum mean PPFD was recorded in spring in the Breton maërl bed, but in late spring and early summer in the Galician beds. Both regions attained a similar maximum PPFD (160 vs 167 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$). The minimum mean PPFD in Brittany (autumn) corresponded with minimum records in Con de Pego and Tambo Island, although it was higher in the Breton bed (37 vs 24 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in Tambo Island). Day-length varied between both Atlantic areas (8–16 h in Brittany vs 9–15 h in Galicia). In Brittany, the highest temperature was recorded in summer (18.9°C) whereas in the Galicia it was higher in late spring and early summer (June, 19.4–20.5°C). In both areas, minimum temperatures were detected in winter, lower in Brittany than Galicia (8.8°C vs 11.9°C). In the Mediterranean maërl beds, the mean annual

temperature at 20–30 m depth was 18.2–18.8°C (Sciberras *et al.*, 2009), whereas it was 14.7°C at 40 m depth. The minimum occurred in March (12.4°C) and the maximum in August and September (17.2–17.3°C, Ballesteros 1988). Ballesteros (1988, 1992) published PPFD measures from maërl beds, mainly composed of *P. calcareum*, at a lower depth (–40 m) in the Iberian Mediterranean. Unfortunately, PPFD was given as $\text{cal}\cdot\text{gcm}^{-2}\text{day}^{-1}$, therefore data from both regions (Atlantic and Mediterranean) cannot be compared. However, Ballesteros (pers. comm.) pointed out that PPFD in the Mediterranean coralligenous and maërl beds ranged between 0.1–4% of the total at the surface in the middle of the day (2300 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concluding that both Mediterranean coralline assemblages required a PPFD range of 0.004–0.17 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$. These values were also variable throughout the year, with low values in autumn (November) and high ones in summer (August–September), due to the transparency of water and PPFD surface variation (Ballesteros, 1988, 1992). Taking into account that the maximum PPFD at the seawater surface in one Galician ría was 1700 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in the middle of the day (in the Ria de Vigo, Figueroa *et al.*, 1994), mean PPFD in the Galician maërl beds ranged between 1.6–8.6% at 3 m depth, to 1.4–5.1% at 6 m depth.

Seasonal variation of the maërl-associated flora

The Rhodophyta were abundant in the sites, especially Benencia Island and Con de Pego. Rhodophyta are dominant in temperate

Seasonality in European Atlantic maërl beds

15

European Atlantic maërl beds (Cabioch, 1969; Hily *et al.*, 1992; Birkett *et al.*, 1998; Peña and Bárbara, 2008a), the Mediterranean (Ballesteros, 1988; Soto, 1990; Mannino *et al.*, 2002), as well as other geographical areas, such as the Gulf of California (Steller *et al.*, 2003) and the Brazilian coast (Amado-Filho *et al.*, 2007; Riul *et al.*, 2009). According to Ballesteros (1988), the abundance of Rhodophyta species in Mediterranean maërl beds is related to the great depths attained by this community. However, this assumption cannot be extended to the Atlantic beds.

In the Galician sites, the increase in algal species richness in summer matches previous observations in this area (Bárbara *et al.*, 2004; Peña & Bárbara, 2006, 2008b) as well as in other temperate European Atlantic regions (Cabioch, 1969; Maggs, 1983; Birkett *et al.*, 1998). Jacquotte (1962) also reported an increase in the species richness in Mediterranean maërl beds in summer, from 14 to 28 algal species, which were not found in winter. Cabioch (1969) also referred to this Mediterranean summer algal association, comparable to those observed in Atlantic maërl beds. However, in deep Mediterranean coralligenous assemblages, Garrabou *et al.* (2002) found the lowest seasonality of all subtidal communities, whereas Piazzi *et al.* (2004) recorded a decrease in species richness and algal cover during the cold months. At other latitudes, the maërl-associated flora is seasonally variable (Amado-Filho *et al.*, 2007) and even higher in winter (up to 30 species, Steller *et al.*, 2003), due to unfavourable conditions during summer.

In the three Galician maërl beds, the total cover of the associated flora was high in summer and low in autumn and winter. The increase was mainly contributed by *C. ramosa*, *D. dichotoma*, *P. cartilagineum*, *Stenogramme interrupta*, *U. rigida*. These species corresponded to the foliose and corticated foliose functional groups and the annual algae and Hemiphanerophyceae algae life-form groups. In another Galician maërl bed (10–16 m depth, Ría de Arousa), Bárbara *et al.* (2004) noted that *D. dichotoma*, *S. interrupta*, *Halarachnion ligulatum* and *Desmarestia dudresnayi* increased in cover during summer, but were absent in winter. In Brittany, maërl beds also showed a biomass peak in summer (Grall *et al.*, 2006), which dropped in winter (Hily *et al.*, 1992). In two Irish maërl beds (5 and 10 m depth), Maggs (1983) recorded a summer peak of up to 100% total cover due to the seasonal increase of the foliose species, *D. dichotoma*, *C. ramosa*, and the terete species, *G. gracilis*. In winter the decrease in total cover of the Irish maërl beds was dissimilar; whereas in the shallowest site (–5 m) the cover was less than 10%, in the deeper bed (–10 m) it did not decrease

as much, due to the occurrence of the filamentous perennial species, *G. calcicola*, and several crustose species. In deeper Mediterranean coralligenous assemblages (–30 m), a reduction of the foliose, corticated foliose and terete functional group cover was detected from December to May (Piazzi *et al.*, 2004).

In the present study significant differences in the species composition (species richness, mean cover and total cover) were also observed among the shallow Galician maërl beds. The high dissimilarities among the three Galician sites contrast with results obtained by Piazzi *et al.* (2004) on the Mediterranean coralligenous assemblages. They detected higher small-scale variability (irregularity of the substratum, patchy distribution of organisms) than habitat variability (among islands, banks and coast) at the same depth range, except in sites affected by anthropogenic impacts. However, they detected seasonal differences in algal composition despite the fact that deep communities are considered more constant than shallower ones, due to the stability of environmental factors.

Relationship between the maërl-associated flora and environmental parameters

The dissimilarities in the associated flora among the three Galician maërl beds were the prime causes of the different results. The high correlation between the associated flora and daylength in Benencia Island could be explained by the positive relationship between this environmental parameter and biomass peaks of *Ulva* spp. (Nelson *et al.*, 2003), although proliferation of *Ulva* sp. in the Galician rías was also caused by nutrient inputs from upwelling processes (Villares & Carballeira, 2004). In Tambo Island the best correlation with total species cover was obtained with temperature, which is involved in the seasonal variation of *D. dichotoma*, which reaches its optimum growth at 15°C during the warmest period on the European Atlantic coast (Tronholm *et al.*, 2008). On the other hand, there was very low correlation with all the environmental parameters for Con de Pego; the associated flora cover remained high throughout the year (480–599%) without the dominance of several annual species with strong seasonality, such as *U. rigida* or *D. dichotoma*. Our results indicate that variation in both temperature and PPFD is related to seasonal changes in the associated flora of shallow European Atlantic maërl beds. However, other environmental factors such as water movement and sedimentation should be taken into account. The increase in sedimentation by rain and water movement reduces PPFD and may cause the decrease in cover of

V. Peña & I. Bárbara

16

several species and functional groups in the Mediterranean coralligenous assemblages (Piazzi et al., 2004).

Conclusion

The associated flora of shallow Galician maërl beds shows marked seasonality, with a summer peak of species richness and cover. This confirms previous observations on European Atlantic beds. Among the Galician maërl beds, the patterns of their associated flora are related to environmental parameters, such as day-length and temperature; however, other factors such as the narrow depth gradient (3–6 m) and local differences among the Galician rias (i.e. hydrodynamic conditions and upwelling processes) should be taken into account. The seasonal information obtained at the species composition level (species richness, diversity indexes, mean cover and total cover), functional and life-form groups is useful for monitoring maërl beds. In addition, monitoring common species in shallow Atlantic maërl beds (*C. ramosa*, *D. dichotoma*, *Peyssonnelia* spp., *P. cartilagineum*, *S. interrupta*) and particularly those more or less confined to maërl beds and sensitive to their disturbance (*C. rhodolithicola*, *C. cruoriaeformis*, *G. calcicola* and *G. maggsiae*), would be valuable for maërl bed assessments. We also propose that the monitoring of shallow Atlantic maërl beds should include several local study areas, which should be monitored in, at least, two sampling seasons (preferably summer and late autumn–winter). This would ensure the collection of the associated algal species under different temporal scenarios. Records of *in situ* abiotic parameters, such as PPFD and temperature, are useful for the interpretation of the resulting patterns. Further studies in deeper Atlantic maërl beds should also be carried out to complete our understanding of the maërl-associated flora.

Acknowledgements

We are grateful to Pilar Díaz for helping us with the fieldwork. This study was supported by the projects PGDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER).

References

- ADEY, W.H. & MCKIBBIN, D.L. (1970). Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in the Ria de Vigo. *Bot. Mar.*, **13**: 100–106.
- AMADO-FILHO, G.M., MANEVELDT, G., MANSO, R.C.C., MARINS-ROSA, B.V., PACHECO, M.R. & GUIMARAES, S.M.P.B. (2007). Estructura de los mantos de rodolitos de 4 a 55 metros de profundidad en la costa sur del estado de Espírito Santo, Brasil. *Cienc. Mar.*, **33**: 399–410.
- BALLESTEROS, E. (1988). Composición y estructura de los fondos de maërl de Tossa de Mar (Gerona, España). *Collect. Bot.*, **17**: 161–182.
- BALLESTEROS, E. (1992). Els Vegetals i la Zonació Litoral. Espècies, Comunitats i Factors que Influïxen en la Seva Distribució. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans.
- BARBARA, I., CREMADES, J. & VEIGA, A.J. (2004). Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Ria de Arousa (Galicia, Spain). *Bot. Complutensis*, **28**: 27–37.
- BIOMAERL TEAM (1999). *Final report, BIOMAERL project*. University Marine Biological Station, Isle of Cumbrae.
- BIOMAERL TEAM (2003). Conservation and management of north-east Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 65–76.
- BIRKETT, D.A., MAGGS, C.A. & DRING, M.J. (1998). *Maërl (volume V). An Overview of Dynamics and Sensitivity Characteristics for Conservation Management of Marine SACs*. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project).
- BLAKE, C. & MAGGS, C.A. (2003). Comparative growth rates and internal banding periodicity of maërl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia*, **42**: 606–612.
- BORDEHORE, C., RAMOS-ESPLÀ, A.A. & RÍOSMENA-RODRÍGUEZ, R. (2003). Comparative study of two maërl beds with different otter trawling history, southeast Iberian Peninsula. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 43–54.
- BOSENCE, D.W. (1983). The occurrence and ecology of recent rhodoliths. A review. In *Coated Grains* (Peryt, T.M., editor), 225–242. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.
- BOSENCE, D.W. & WILSON, J. (2003). Maërl growth, carbonate production rates and accumulation rates in the northeast Atlantic. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 21–31.
- CABIOCH, J. (1969). Les fonds de maërl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cah. Biol. Mar.*, **10**: 139–161.
- CANALS, M. & BALLESTEROS, E. (1997). Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res.*, **44**: 611–629.
- DE GRAVE, S., FAZAKERLEY, H., KELLY, L., GUIRY, M.D., RYAN, M. & WALSH, J. (2000). A study of selected maërl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Mar. Resour. Ser.*, **10**: 1–14.
- FIGUEROA, F.L., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., VILLARINO, M.L., RODRÍGUEZ, J. & FIGUEIRAS, F.G. (1994). Underwater light filed and phytoplankton distribution during a daily cycle in the Ria of Vigo (NW Spain). *Sci. Mar.*, **58**: 199–130.
- FOSTER, M. (2001). Rhodoliths: between rocks and soft places. *J. Phycol.*, **37**: 659–667.
- GARRABU, J. (1976). Life-forms of algae and their distribution. *Bot. Mar.*, **19**: 97–106.
- GARCÍA-GIL, S., DURÁN, R. & VILAS, F. (2000). Side scan sonar image and geologic interpretation of the Ria de Pontevedra seafloor (Galicia, NW Spain). *Sci. Mar.*, **64**: 393–402.
- GARRABOU, J., BALLESTEROS, E. & ZABALA, M. (2002). Structure and dynamics of north-western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **55**: 493–508.
- GRALL, J. & HALL-SPENCER, J.M. (2003). Problems facing maërl conservation in Brittany. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 55–64.
- GRALL, J., LE LOC, H.F., GUYONNET, B. & RIERA, P. (2006). Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{N}$) analysis of a North Eastern Atlantic maërl bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **338**: 1–15.
- HALL-SPENCER, J.M. & MOORE, P.G. (2000). Scallop dredging has profound, long-term impacts on maërl habitats. *ICES J. Mar. Res.*, **57**: 1407–1415.
- HALL-SPENCER, J.M., GRALL, J., MOORE, P.G. & ATKINSON, R.J.A. (2003). Bivalve fishing and maërl-bed conservation in France and the UK: retrospect and prospect. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 33–41.

Seasonality in European Atlantic maërl beds

17

- HALL-SPENCER, J.M., WHITE, N., GILLESPIE, E., GILLHAM, K. & FOGGO, A. (2006). Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **326**: 1-9.
- HALL-SPENCER, J.M., RODOLFO-METALPA, R., MARTINS, S., RANSOME, E., FINE, M., TURNER, S.M., ROWLEY, S.J., TEDESCO, D. & BUIA, M.C. (2008a). Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature Lett.*, **453**: 96-99.
- HALL-SPENCER, J.M., KELLY, J. & MAGGS, C.A. (2008b). *Assessment of maerl beds in the OSPAR area and the development of a monitoring program*. Department of the Environment, Heritage and Local Government (DEHLG), Ireland.
- HILY, C. & GRALL, J. (2003). Suivi stationnel des bancs de maërl. FT02-2003-01.doc. *REBENT*. Available at www.rebent.fr
- HILY, C., POTIN, P. & FLOCH, J.Y. (1992). Structure of sublittoral algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **82**: 115-130.
- HOLMGREN, P.K., HOLMGREN, N.H. & BARNETT, L.C. (1990). Index Herbariorum. Part I. The Herbaria of the World. New York: International Association for Plant Taxonomy & New York Botanical Garden.
- JACQUOTTE, R. (1962). Étude des fonds de maerl de Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, **26**: 141-235.
- KLEIN, J.C. & VERLAQUE, M. (2009). Macroalgal assemblages of disturbed coastal detritic bottoms subject to invasive species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **82**: 461-468.
- KOLDIUK, W.S. (1968). Bottom sediments of the Ría de Arosa (Galicia, NW Spain). *Leids Geol. Meded.*, **37**: 77-134.
- LELIAERT, F., BOEDDEKER, C., PEÑA, V., BUNKER, F., VERBRUGGEN, H. & DE CLERCK, O. (2009). *Cladophora rhodolithicola* sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maerl beds. *Eur. J. Phycol.*, **44**: 155-169.
- MAGGS, C.A. (1983). Seasonal study of seaweed communities on sublittoral maerl (unattached coralline algae) in Galway Bay, Ireland. *Prog. Underwater Sci.*, **9**: 27-40.
- MANNINO, A.M., CASTRIOTA, L., BELTRANO, A.M. & SUNSERI, G. (2002). The epiflora of a rhodolith bed from the Island of Ustica (Southern Tyrrhenian Sea). *Flora Mediterranea*, **12**: 11-28.
- MARTIN, S. & GATTUSO, J.-P. (2009). Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biol.*, **15**: 2089-2100.
- MARTIN, S., CLAVIER, J., GUARINI, J.M., CHAUVAUD, L., HILY, C., GRALL, J., THOUZEAU, G., JEAN, F. & RICHARD, J. (2005). Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquat. Bot.*, **83**: 161-174.
- MARTIN, S., CLAVIER, J., CHAUVAUD, L. & THOUZEAU, G. (2007a). Community metabolism in temperate maerl beds. I. Carbon and carbonate fluxes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**: 19-29.
- MARTIN, S., CLAVIER, J., CHAUVAUD, L. & THOUZEAU, G. (2007b). Community metabolism in temperate maerl beds. II. Nutrient fluxes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**: 31-41.
- MIRANDA, F. (1934). Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., Secc. Biol.*, **34**: 165-180.
- NELSON, T.A., NELSON, A.V. & TJOELKER, M. (2003). Seasonal and spatial patterns of "Green Tides" (ulvoid algal blooms) and related water quality parameters in the coastal waters of Washington State, USA. *Bot. Mar.*, **46**: 263-275.
- PEÑA, V. & BÁRBARA, I. (2006). Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *N.A.C.C. Biol.*, **15**: 7-25.
- PEÑA, V. & BÁRBARA, I. (2008a). Maërl community in the north-western Iberian peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **18**: 339-366.
- PEÑA, V. & BÁRBARA, I. (2008b). Biological importance of an Atlantic European maerl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Bot. Mar.*, **51**: 493-505.
- PIAZZI, L., BALATA, D., PERTUSATI, M. & CINELLI, F. (2004). Spatial and temporal variability of Mediterranean macroalgal coralligenous assemblages in relation to habitat and substratum inclination. *Bot. Mar.*, **47**: 105-115.
- PNUMA-PAM-CAR/ZEP. 2008. *Plan de Acción para la Conservación del Coralígeno y de las Demás Bioconcreciones Calcáreas del Mediterráneo*. RAC/SPA, Tunis.
- POTIN, P., FLOCH, J.Y., AUGRIS, C. & CABIOCH, H.J. (1990). Annual growth rate of calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia*, **204/205**: 263-267.
- REV, J. (1993). Mapa fisiográfico submarino de la Ría de Arosa E. 1:50000. *Inst. Esp. Oceanogr.*, **15**: 1-41.
- RIUL, P., LACOUTH, P., PAGLIOSA, P.R., CHRISTOFFERSEN, M.L. & ANTUNES-HORTA, P. (2009). Rhodolith beds at the easternmost extreme of South America: community structure of an endangered environment. *Aquat. Bot.*, **90**: 315-320.
- SCIBERRAS, M., RIZZO, M., MIFUD, J.R., CAMILLERI, K., BORO, J.A., LANFRANCO, E. & SCHEMBRI, P.J. (2009). Habitat structure and biological characteristics of a maerl bed off the northeastern coast of the Maltese Islands (central Mediterranean). *Mar. Biodiv.*, **39**: 251-264.
- SEOANE-CAMBA, J. & CAMPO-SANCHO, J. (1968). Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publ. Téc. Junta Estad. Pesca*, **7**: 333-344.
- SOTO, J. (1990). Vegetación algal sobre sustrato móvil de la zona circalitoral del sureste de la Península Ibérica: una aproximación. *Fol. Bot. Misc.*, **7**: 43-49.
- STELLER, D.L., RIOSMENA-RODRIGUEZ, R., FOSTER, M.S. & ROBERTS, C.A. (2003). Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **13**: 5-20.
- STELLER, D.L., HERNÁNDEZ-AYÓN, J.M., RIOSMENA-RODRIGUEZ, R. & CABELLO-PASIN, A. (2007). Efecto de la temperatura sobre las tasas de fotosíntesis, crecimiento y calcificación del alga coralina de vida libre *Lithophyllum marginata*. *Cienc. Mar.*, **33**: 441-456.
- STENECK, R.S. & DETHIER, M.N. (1994). A functional group approach to the structure of algal communities. *Oikos*, **69**: 476-498.
- TRONHOLM, A., SANSON, M., AFONSO-CARRILLO, J. & DE CLERCK, O. (2008). Distinctive morphological features, life-cycles and seasonal variations in subtropical populations of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Bot. Mar.*, **51**: 132-144.
- VARELA, R.A., ROSÓN, G., HERRERA, J.L., TORRES-LÓPEZ, S. & FERNÁNDEZ-ROMERO, A. (2005). A general view of the hydrographic and dynamical patterns of the Rías Baixas adjacent sea area. *J. Mar. Syst.*, **54**: 97-113.
- VILLARES, R. & CARBALLERA, A. (2004). Nutrient limitation in macroalgae (*Ulva* and *Enteromorpha*) from the Rías Baixas (NW Spain). *P.S.Z.N.: Mar. Ecol.*, **25**: 225-243.
- WILSON, S., BLAKE, C., BERGES, J.A. & MAGGS, C.A. (2004). Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biol. Conserv.*, **120**: 279-289.

CAPÍTULO 4. ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS FONDOS DE MAËRL GALLEGOS.

Introducción y antecedentes

Los fondos de maërl constituyen uno de los hábitats de mayor diversidad de la costa atlántica europea (Birkett *et al.* 1998, BIOMAERL Team 1999, 2003), aparte de actuar como áreas de refugio y reclutamiento de especies de valor comercial tales como la volandeira *Aequipecten opercularis* Linnaeus, 1758 (Kamenos *et al.* 2004a,b). En la región templada, se consideran además uno de los productores de carbonato más eficientes que juegan a su vez un papel importante en el mantenimiento del pH del agua de mar (Canals & Ballesteros 1997, Bosence & Wilson 2003, Martin *et al.* 2007b). Por otro lado, su naturaleza calcárea hace que sea una de las formaciones marinas más susceptibles al fenómeno de acidificación del mar (Hall-Spencer *et al.* 2008b, Basso 2009, Martin & Gattuso 2009, Nelson 2009). Se considera un recurso no renovable, debido a que su baja tasa de producción y acumulación de maërl (1 mm año^{-1}) es insuficiente para contrarrestar cualquier tipo de extracción (BIOMAERL Team 1999, Bosence & Wilson 2003). Sin embargo, los fondos de maërl sufren explotación directa por su valor comercial en diferentes aplicaciones industriales (estabilizador de acidez del suelo, aditivo para alimentación animal, filtros de depuradoras, productos de cosmética y farmacéutica), también soportan impactos mecánicos indirectos (por artes de pesca y marisqueo de arrastre o con aspiración hidráulica, amarres con cadenas y fondeos no regulados) y otras alteraciones negativas derivadas de la eutrofización, contaminación por metales pesados, la acuicultura y la introducción de especies alóctonas (López-Benito 1963, Blunden *et al.* 1981, Hily *et al.* 1992, Hall-Spencer 1995, Cabioc'h 1997, Grall & Glémarec 1997, BIOMAERL Team 1999, 2003, De Grave & Whitaker 1999, De Grave *et al.* 2000, Gray *et al.* 2000, Hall-Spencer & Moore 1999, 2000, Bordehore *et al.* 2003, Grall 2003, Grall & Hall-Spencer 2003, Hall-Spencer *et al.* 2003, 2006, Hauton *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2003, Wilson *et al.* 2004, Hall-Spencer & Bamber 2007, Peña & Bárbara 2008a, Riul *et al.* 2009). Las consecuencias derivadas de estos impactos junto con la alta sensibilidad y escasa capacidad de recuperación de las especies formadoras de maërl (IMPACT 1998) motivó la inclusión de los fondos de maërl en la lista de hábitats y especies amenazadas de la región OSPAR (OSPAR 2006).

En Europa, a diferencia de otras formaciones vegetales como las praderas de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, los fondos de maërl no aparecen expresamente citados sino que únicamente están contemplados dentro de otros hábitats listados en el Anexo I de la Directiva

Habitat 92/43/CEE (1110 "Bancos de arena cubiertos permanentemente por agua marina, poco profunda" y 1160 "Grandes calas y bahías poco profundas"). En cambio, las dos especies formadoras de maërl más representativas, *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*, sí que están incluidas en el Anexo V de esta misma directiva la cual hace alusión a aquellas especies cuya recolección y explotación está sujeta a medidas de gestión. En la costa mediterránea europea, la orden APA/79/2006 junto con el Reglamento (CE) Nº 1967/2006, relativo a las medidas de gestión para la explotación sostenible de los recursos pesqueros en el mar Mediterráneo, ha prohibido las actividades de arrastre sobre los fondos de maërl. También, en el desarrollo de los Convenios internacionales de Barcelona (1995) y Berna (1996) se ha recomendado su protección y conservación. En la clasificación europea de hábitats EUNIS (European Nature Information System, <http://eunis.eea.europa.eu/>), los fondos de maërl están representados en varios tipos de hábitats dependiendo de la especie formadora principal (*Phymatolithon calcareum*, *Lithothamnion corallioides* y *L. glaciale*).

En cuanto a acciones de conservación específicas, en el Reino Unido se ha elaborado un plan de conservación de los fondos de maërl, los cuales se tuvieron en cuenta además a la hora de seleccionar áreas de conservación (SACs, Birkett *et al.* 1998, Donnan & Moore 2003). Por su parte, BIOMAERL Team (2003) propuso que en la próxima revisión de la Directiva Habitat los fondos de maërl aparezcan como un hábitat específico dentro del Anexo I, que se contemplen otras especies formadoras de fondos de maërl europeos y que, dada la condición de recurso no renovable, se aumente la categoría de protección legal de estas especies al Anexo II. En el Mediterráneo se ha publicado recientemente un plan de acción para la conservación del coralígeno y demás bioconcreciones calcáreas donde están incluidos los fondos de maërl (PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008). En la Bretaña francesa se está llevando a cabo un programa de monitorización de los fondos de maërl (Hily & Grall 2003), cuya iniciativa es demandada para toda la región OSPAR (Hall-Spencer *et al.* 2008b). En el caso de la región atlántica peninsular, se está llevando a cabo un estudio del grado de conservación de los fondos de maërl (CGL2006-03576/BOS, Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER), cuyos resultados para Galicia forman parte de la presente tesis doctoral y servirán para establecer las bases del plan de conservación demandado por la Xunta de Galicia para esta comunidad en la costa gallega.

En Galicia, las dos principales especies formadoras *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* están consideradas como "especies vulnerables" y catalogadas como "susceptibles de aprovechamiento discreto" en el *Catálogo de especies amenazadas de Galicia* (Xunta de Galicia 2007a). En las rías gallegas, se ha puesto de manifiesto que uno de los impactos más negativos sobre el maërl se debe al enterramiento por sedimento fino y detritus

(conocido como biodepósitos) procedente de la acuicultura del mejillón (BIOMAERL Team 1999, 2003). Este impacto por enterramiento produce una reducción del intercambio gaseoso alrededor del maërl que puede llegar a ser letal (Adey & McKibbin 1970, Wilson *et al.* 2004, Riul *et al.* 2008). En las Rías Baixas y, en particular, en la Ría de Arousa (70% del total de bateas) se estimaron un total de 3300 bateas destinadas al cultivo de mejillón *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Sánchez-Mata & Mora 2000). La acumulación de estos biodepósitos sobre el fondo marino de las rías conduce a cambios en la granulometría del fondo por el aporte de sedimento fino (Vilas *et al.* 2005). Otero *et al.* (2001, 2005, 2006, 2009) observaron cambios en las propiedades geoquímicas del sedimento marino producidos por los biodepósitos hacia condiciones anóxicas del sedimento, aumento en la concentración de materia orgánica y de otros elementos traza (cadmio, plomo, arsénico, mercurio y cobre en diferentes grados de piritización) que podrían ser liberados a la columna de agua con plena disponibilidad para la fauna bentónica. Sin embargo, estos procesos no implican necesariamente un cambio de pH local ya que los biodepósitos fuertemente tamponados por su alto contenido en carbonato cálcico neutralizan los efectos de oxidación de la piritita acumulada u otros derivados del azufre. Tras el impacto de la acuicultura, los procesos de recuperación del fondo marino y los procesos de sucesión de las comunidades bentónicas son muy lentos, observándose aún el fondo impactado tras 15 meses del cese de la actividad (Pereira *et al.* 2004).

Un proyecto europeo llevado a cabo por el equipo gallego del proyecto BIOMAERL (BIOMAERL Team 1999, 2003) constituye el único antecedente en Galicia acerca de este tipo de estudios que, en este territorio, se centró en el impacto de la acuicultura del mejillón mediante la comparación entre una zona control y otra impactada en la Ría de Vigo. El resto de grupos europeos del proyecto BIOMAERL (Escocia, Bretaña francesa, Alicante, Malta) llevaron a cabo el estudio de otros impactos tales como la explotación directa, eutrofización, y efecto de las dragas de arrastre de la volandeira, vieira (*Pecten maximus* Linnaeus, 1758) y de otras especies demersales. Impactos biológicos producidos por especies alóctonas tales como la macroalga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) Agardh y el gasterópodo *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758) también han sido estudiados en el marco de este proyecto europeo. Los resultados derivados de este proyecto (BIOMAERL Team 1999, 2003) así como de otros estudios (Hall-Spencer 1995, Grall & Hall-Spencer *et al.* 2003, Grall *et al.* 2003, Hall-Spencer *et al.* 2003, Hauton *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2003) confirman la sensibilidad y declive de las poblaciones de maërl sometidas a estos impactos, con efectos tan diversos como la fragmentación y enterramiento del maërl, incremento de la turbidez por resuspensión del sedimento marino y homogeneización de la topografía del fondo marino. También fue detectada una simplificación de la estructura de la

flora y fauna asociada, una reducción de su riqueza específica y un desplazamiento de la biota autóctona por la presencia de especies alóctonas. En el caso del impacto de la acuicultura del mejillón sobre los fondos de maërl de Galicia, el equipo BIOMAERL observó que en el banco impactado (situado en la Ensenada de Liméns, Ría de Vigo) se produce un cambio en la fauna asociada con tendencia a un incremento de especies características de sedimentos finos con alto contenido orgánico, mientras que el banco control (situado aproximadamente en As Rodeiras-Con de Pego, Ría de Vigo) presentaba una mayor cobertura de maërl vivo y una mayor tasa de carbonatos (Abella *et al.* 1998, Mora *et al.* 1998, Pita *et al.* 1998, Sánchez-Mata *et al.* 1998a,b, 1999).

Respecto a la presencia de especies alóctonas en los fondos de maërl gallegos, *Asparagopsis armata* fue citada en las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960). *Colpomenia peregrina* fue observada en las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968); *Antithamnionella spirographidis* en las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) y Arousa (Bárbara *et al.* 2004) y *A. ternifolia* en las rías de Pontevedra (Hamel 1928) y Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2004). En la Ría de Arousa aparecen también citadas *Dasya sessilis* (como *D. punicea*), *Heterosiphonia japonica* (como *Dasyisiphonia* sp.), *Sargassum muticum* y *Undaria pinnatifida* (Pérez-Cirera *et al.* 1989, Santiago-Caamaño *et al.* 1990, Bárbara *et al.* 2003, 2004) lo que la convierte *a priori* en la ría con mayor número de especies alóctonas asociadas a los fondos de maërl en Galicia.

Objetivos

El presente capítulo contempla: i) el estudio del impacto de la acuicultura de mejillón en diferentes rías gallegas y cambios a largo plazo producidos en las poblaciones de maërl, ii) la evaluación de la incidencia de las especies alóctonas, muchas de ellas relacionadas con la acuicultura, iii) la detección de actividades potencialmente dañinas para los fondos de maërl de Galicia, iv) la valoración del estado de conservación de los fondos de maërl de Galicia y selección de áreas de interés para su conservación y, v) la propuesta de acciones a desarrollar y medidas de protección en el contexto del plan de conservación de los fondos de maërl de Galicia.

Metodología

Cambios a largo plazo.

Con el objeto de valorar cambios a largo plazo, se remuestrearon fondos de maërl previamente estudiados durante las últimas décadas en las rías de Arousa (Donze 1968, Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980), Pontevedra y Aldán (Hamel 1928, Miranda 1934) y Vigo (Seoane-Camba 1960, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Niell 1970). La Ría de Muros-Noia no fue incluida en el estudio ya que las únicas referencias a los fondos de esta ría eran relativamente recientes (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002). De esta forma, se ha tenido en cuenta únicamente la información obtenida en trabajos realizados hace más de 20 años. Para este estudio se tuvieron en cuenta un total de 385 puntos obtenidos mediante dragados y buceo autónomo (282 en la Ría de Arousa, 48 en la Ría de Pontevedra y Aldán y 55 en la Ría de Vigo) de noviembre de 2003 a junio de 2009. La metodología de muestreo y recolección de datos de campo y de laboratorio fueron los mismos que la descrita en el capítulo sobre la distribución de los fondos de maërl. Los datos recopilados de los antecedentes fueron comparados con los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral. Se elaboraron mapas de cobertura de maërl de los puntos seleccionados con la situación de hace más de 20 años y la situación actual.

Transectos en polígonos de bateas de mejillón

A partir de los resultados obtenidos en los muestreos de distribución de los fondos de maërl, se seleccionaron zonas para realizar transectos mediante dragado y buceo autónomo (ayudados de un scooter submarino Apollo, Fig. 1) en diferentes rías (Muros-Noia, Arousa y Vigo) durante los años 2005-2008 (Tab. 1, Figs. 2-7), preferentemente en los meses de verano, con el objeto de recolectar muestras con la flora asociada más desarrollada y abundante. Las áreas de estudio seleccionadas presentaban fondos de maërl extensos con áreas incluidas dentro de polígonos de bateas de mejillón y otras áreas control externas al polígono que presentan una alteración mínima o nula, similares a otras áreas no afectadas por cultivos. De algunas áreas seleccionadas se disponía de información aportada por estudios previos (Miranda 1934, Cadée 1968, Koldijk 1968, Seoane-Camba & Campo-Sancho 1968, Mora 1980, BIOMAERL Team 1999, Bárbara *et al.* 2004). Se realizaron de uno a varios transectos en diferentes

localidades de las rías de Muros-Noia (1), Arousa (8) y Vigo (5). En la Ría de Vigo se seleccionó la Ensenada de Limens, la misma área estudiada por BIOMAERL Team (1999) que alberga dos polígonos de bateas (Fig. 7), uno de ellos de menor extensión y con situación más externa respecto a la boca de la ría.

Tabla 1. Transectos realizados a polígonos de bateas, detallando su localización, tipo de muestreo (draga o buceo autónomo), profundidad, longitud del transecto, área del polígono de acuicultura objeto de estudio y fecha.

Ría	Localidad (nº de transectos)	Tipo de Muestreo	Profundidad (m)	Longitud transecto (m)	Área del polígono de cultivo (km ²)	Fecha
Muros-Noia	Ensenada de Bornalle (1)	Dragado	9-21	820	1.3 km ²	Junio 2006
Arousa	Isla Benencia (1)	Buceo	4-7	171	3.4 km ²	Mayo 2005
Arousa	Ensenada de Palmeira (1)	Buceo	12	176	2.4 km ²	Junio 2008
Arousa	Sinal del Maño (1)	Buceo	18	214	2.4 km ²	Junio 2008
Arousa	Islote Galiñeiro (5)	Buceo	6/11/12/14 4-8	207/43/153/218 304	1.4 km ²	Octubre 2007 Julio 2008
Vigo	Ensenada de Liméns (5)	Dragado Buceo	12-20/8-28 14	401/339 323/235/151	0.3 km ² 0.7 km ²	Junio 2006 Julio 2008

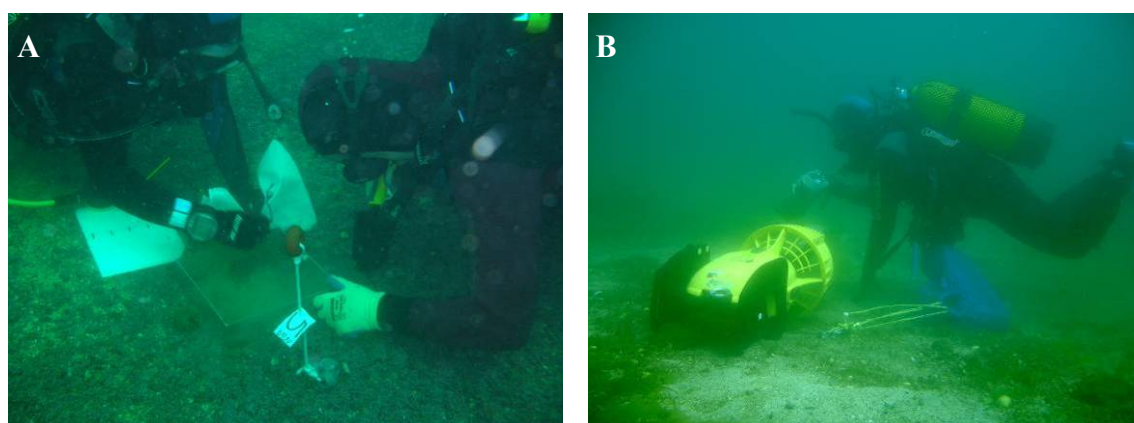


Figura 1. Recolección de muestras y toma de fotografías en transectos realizados mediante buceo autónomo apoyado con scooter submarino (Ría de Arousa).

Figuras 2-7. Ratio de maërl vivo/muerto de las áreas de maërl y localización de los polígonos de bateas y áreas protegidas (Red Natura 2000).

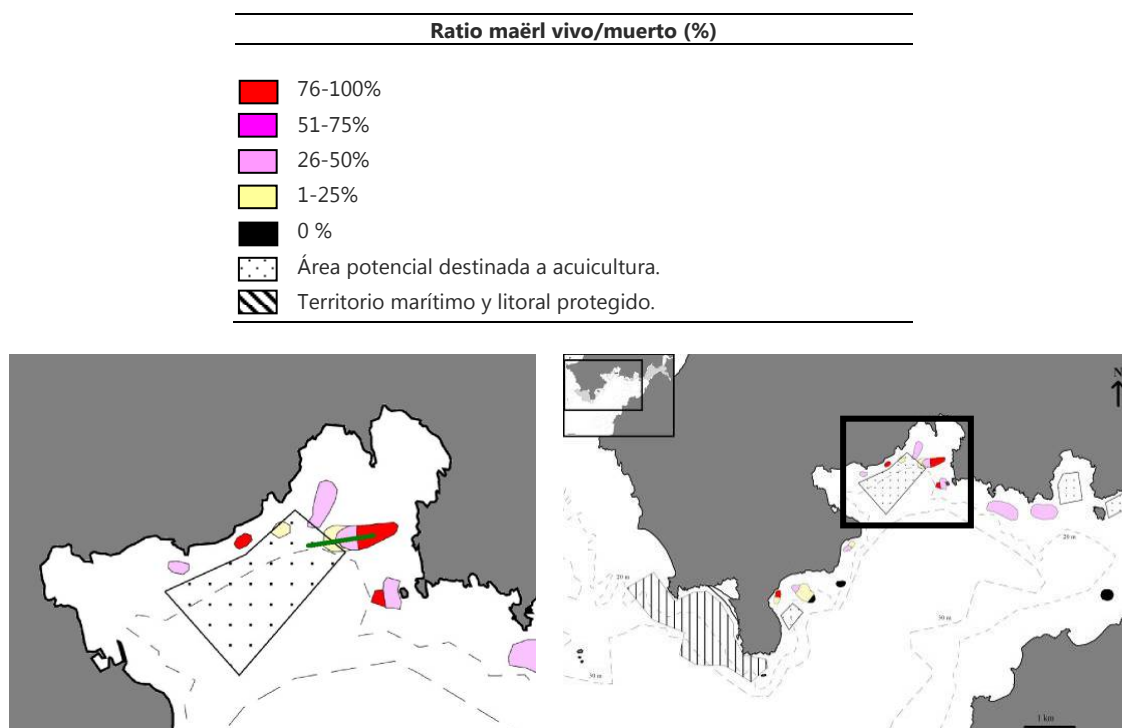


Figura 2. Localización del transecto (línea verde) en la Ensenada de Bornalle (9-21 m, Ría de Muros-Noia). El área puntuada representa el polígono de bateas.

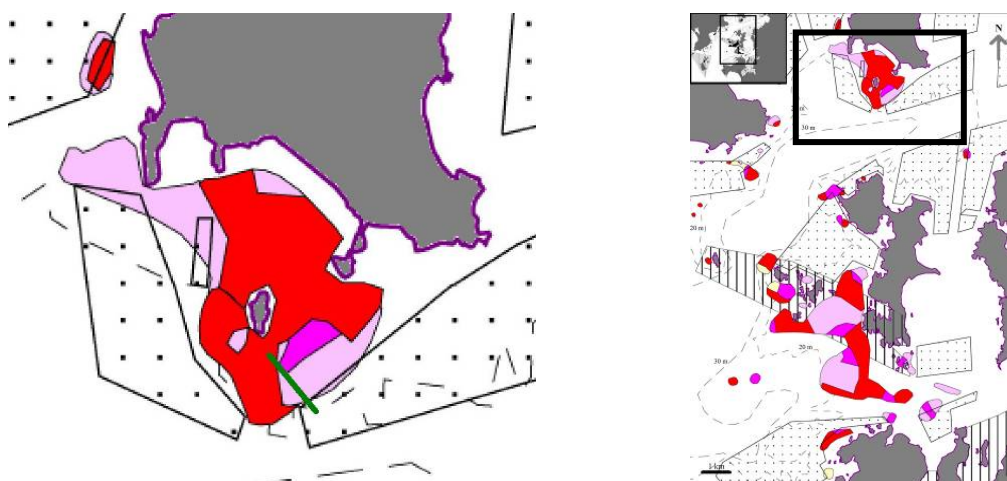


Figura 3. Localización del transecto (línea verde) en la Isla Benencia (4-7 m, Ría de Arousa). Las áreas puntuadas representan polígonos de bateas.

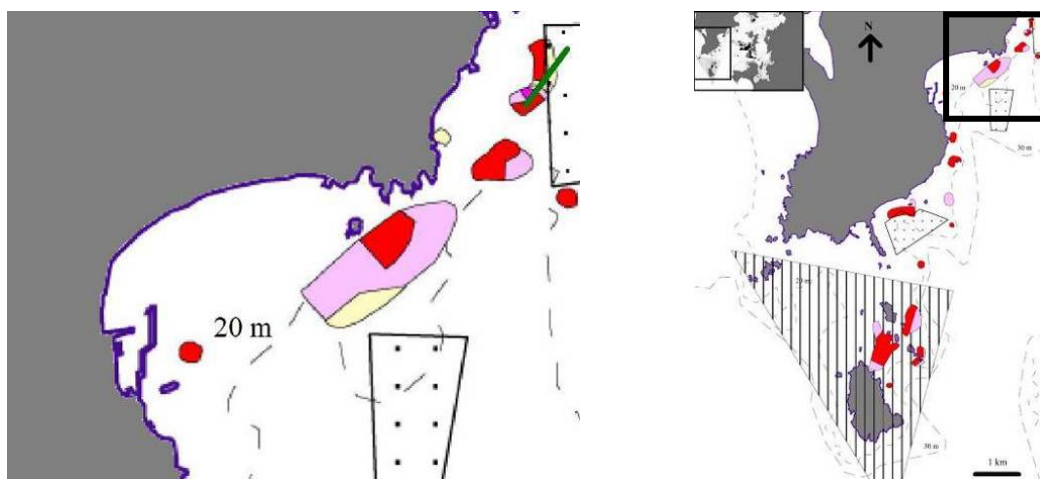


Figura 4. Localizacion del transecto (línea verde) en la Ensenada de Palmeira (-12 m, Ría de Arousa). Las áreas puntuadas representan polígonos de bateas.

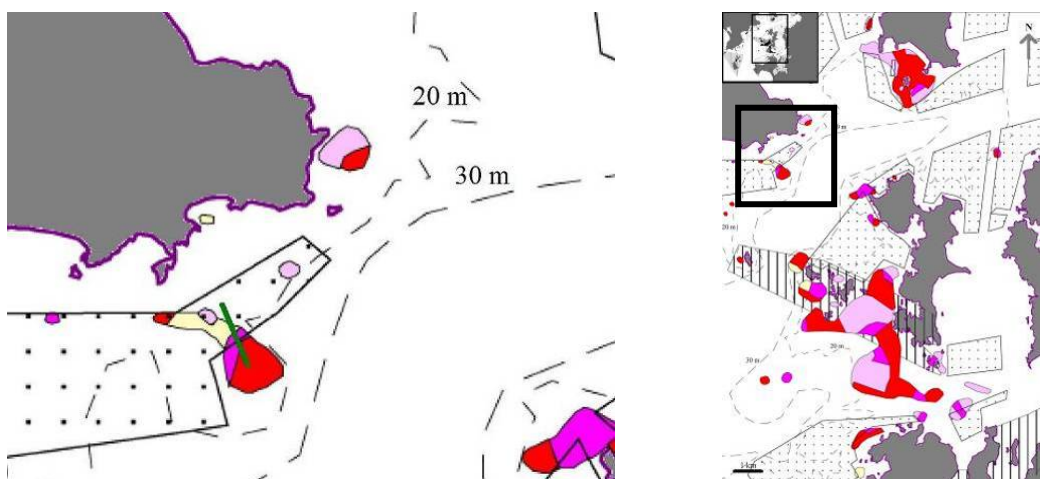


Figura 5. Localizacion del transecto (línea verde) en la Sinal del Maño (-18 m, Ría de Arousa). Las áreas puntuadas representan polígonos de bateas.

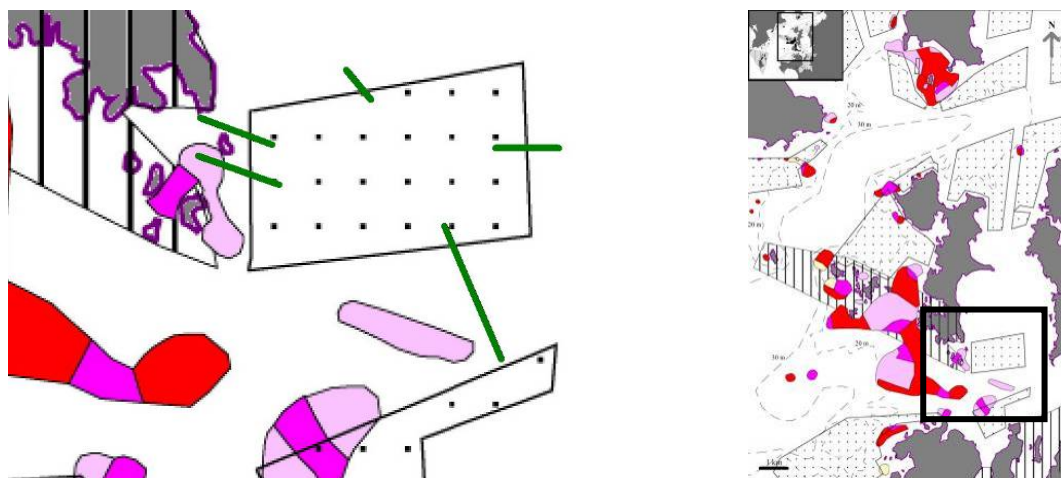


Figura 6. Localizacion de los transectos (líneas verdes) en el Islote Galiñeiro (4-14 m, Ría de Arousa). Las áreas puntuadas representan polígonos de bateas.

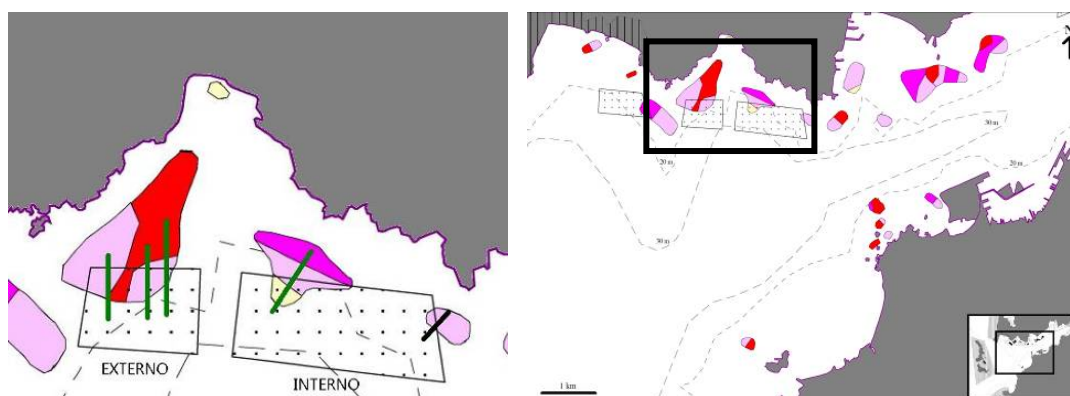


Figura 7. Localización de los transectos (líneas verdes) en la Ensenada de Liméns (8-28 m, Ría de Vigo). Las áreas puntuadas representan polígonos de bateas.

Los transectos mediante dragado consistieron en la realización de varios lances (4-6 dragados, Fig. 8) manteniendo el rumbo durante todo el transecto y obteniendo las coordenadas geográficas y profundidad de cada punto muestreado. De cada muestra recolectada se estimaba el porcentaje de cobertura de maërl y tipo de sustrato así como la flora y fauna más representativa. También se tomaron fotografías de las muestras recolectadas. Posteriormente, la muestra era fijada en formol al 4% en agua de mar y preservada en el laboratorio en total oscuridad a 4° C, con el objeto de identificar la flora asociada. Asimismo, se seleccionaron entre 20-30 especímenes de maërl vivo para calcular su tamaño y grado de esfericidad en cada punto del transecto. La metodología de laboratorio empleada es la misma que se desarrolló en anteriores capítulos de la presente tesis doctoral.

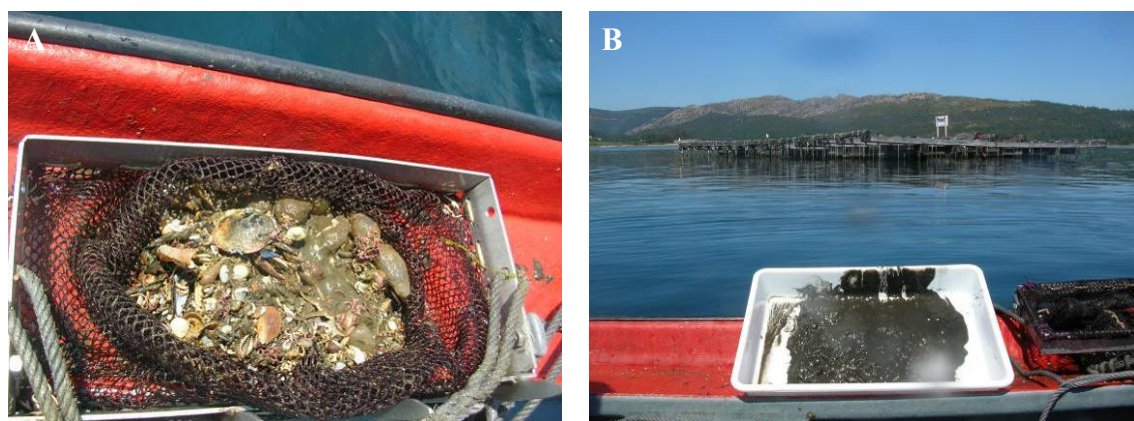


Figura 8. Muestras recolectadas en transectos realizados mediante dragado. A: Muestra de dragado con maërl, cascajo y fango. B: Muestra de dragado de la parte interna de un polígono de bateas. A: Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -12 m); B: Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia, -19 m).

En los transectos realizados mediante buceo autónomo, se empleó generalmente un scooter submarino gracias al cual se pudieron cubrir áreas de muestreo superiores a 300 m de distancia (Fig. 1). Los transectos de la Ría de Arousa realizados en mayo de 2005 y junio de 2006 se iniciaron en el área control, pero en los más recientes (octubre 2007-julio 2008) se tomó como inicio el punto situado debajo de las bateas para asegurar las primeras muestras en el punto más impactado. Asimismo, en todos los muestreos realizados en 2007-2008 se intentó seleccionar áreas para transectos que mantuvieran un rango batimétrico similar. Los puntos muestreados se espaciaron entre 25-50 (-70) m de distancia. En cada punto se muestrearon 3 réplicas de 3125 cm³ (25x25x5 cm) de las cuales se registró la cobertura de maërl total, la ratio de maërl vivo/muerto y el espesor de la capa viva. El porcentaje de cobertura de la flora y fauna más representativa también fue estimada. En cada punto también se registró la profundidad, temperatura y se recogió una muestra de sedimento con el objeto de caracterizar el tipo de sustrato dominante. En cada réplica se recolectaron todas las macroalgas y una submuestra de maërl vivo (20-30 especímenes). También se tomaron fotografías de las muestras y del aspecto general del fondo. Una vez obtenidas las tres réplicas submarinas, éstas eran enviadas a la superficie mediante un pequeño flotador con el cual además se marcaba la coordenada del punto. Las muestras se fijaron en formol al 4% en agua de mar y se conservaron a 4° C en total oscuridad para su posterior estudio. En el laboratorio, se identificó toda la flora asociada y se calcularon biomásas de las especies de macroalgas más representativas y abundantes como *Acrosorium ciliolatum*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Kallymenia reniformis*, *Plocamium cartilagineum*, *Stenogramme interrupta*, *Ulva spp.*, etc. Asimismo, se calculó el tamaño y grado de esfericidad del maërl de acuerdo con la metodología indicada en capítulo de la presente tesis doctoral acerca de los morfotipos del maërl. En los resultados presentados en esta tesis doctoral no están incluidos todos los transectos, ya que algunas muestras están todavía procesándose.

Con el objeto de conocer el estado actual de conservación de los fondos de maërl de Galicia y seleccionar áreas a tener en cuenta en futuras acciones de conservación, se ha cruzado toda la información obtenida en anteriores capítulos de la tesis doctoral (distribución y extensión de fondos de maërl, flora asociada y dinámica de la comunidad) con los resultados obtenidos en el presente capítulo en cuanto al impacto de la acuicultura de mejillón sobre los fondos de maërl y los cambios a largo plazo observados en los mismos. También se ha valorado la presencia y abundancia de especies alóctonas dado su potencial para sustituir y desplazar especies autóctonas (BIOMAERL Team 1999, 2003, Husa *et al.* 2004, Klein & Verlaque 2009). Por otra parte, para detectar en qué áreas puede haber algún tipo de interacción con actividades de

pesca y marisqueo, se ha recopilado datos de localización de los bancos marisqueros de Galicia (Ríos 2001, Xunta de Galicia 2005), distribución de moluscos bivalvos de interés comercial (Valiña 2001), planes de explotación y de libre marisqueo autorizados por la Xunta de Galicia, datos de venta en lonjas (<http://www.pescagalicia.com>), normas de regulación establecidas para las artes de pesca y marisqueo en Galicia (Decreto 424/1993, Xunta de Galicia 1994) y caladeros de pesca existentes dentro de las rías (Peleteiro *et al.* 2008). Gran parte de la información acerca del impacto sobre los fondos de maërl derivados de la explotación de la vieira está basada en la bibliografía (Hall-Spencer 1995, 1999, BIOMAERL Team 1999, 2003, Hall-Spencer & Moore 1999, 2000, Grall & Hall-Spencer 2003, Hall-Spencer *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2003) y en observaciones propias realizadas en los fondos de maërl y cascajo durante los muestreos mediante buceo (Fig. 9). Paralelamente, se ha consultado información disponible sobre la evaluación de stocks de poblaciones naturales de vieira en las rías gallegas (CIMA 2007).



Figura 9. *Pecten maximus* en fondos de maërl y cascajo. A-B. Ejemplares de vieira en fondos de maërl. C. Acúmulo de conchas muertas de vieira y otros bivalvos sobre un residuo en un fondo de cascajo. A: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); B: Isla Tambo (Ría de Pontevedra, -6 m); C: Batería de San Cristóbal (Ría de Ferrol, -18 m)

Resultados y discusión

A.- Impacto de la acuicultura del mejillón sobre los fondos de maërl.

Cambios a largo plazo.

Los resultados sobre este apartado aparecen detallados en una de las publicaciones adjuntas a este capítulo (Peña & Bárbara 2008a), en la cual se verifica una reducción de extensión y cobertura de maërl en 9 bancos de maërl y la degradación completa de 10 bancos. Del total de los 19 bancos, 12 están englobados en polígonos de cultivo de bateas de mejillón o en sus proximidades. Tal como se comentó en el capítulo de distribución de fondos de maërl, las herramientas empleadas para la cuantificación y estima de los bancos de maërl han ido cambiando progresivamente durante la presente tesis doctoral (Peña & Bárbara 2009). Basándose en el método actual, en las Rías Baixas se ha detectado un total de 34 bancos de maërl en las proximidades de áreas destinadas al cultivo de mejillón: 5 en la Ría de Muros-Noia, 22 en la Ría de Arousa, 3 en la Ría de Pontevedra y Aldán y 4 en la Ría de Vigo (Peña & Bárbara 2009). La Ría de Ferrol no ha sido considerada puesto que no presenta áreas con bateas. La extensión de dichas áreas (Tab. 2) es de 3.58 km² (16% de la extensión total del maërl en Galicia) en un rango de profundidad de 6-24 m. Las clases de cobertura de maërl 1-25% y 76-100% fueron las más extendidas (1.31 km² y 0.99 km², respectivamente). Dentro de estas áreas afectadas, 2.08 km² corresponden al ratio de maërl vivo/muerto más elevado (76-100% maërl vivo); aunque la mayor parte de esta ratio está localizado en la Ría de Arousa (Playa de Carreira-Aguiño, Islote Coroso, Ensenada de Palmeira, Isla Benencia, A Illa, O Grove), existen también importantes áreas en la rías de Muros-Noia (Ensenada de Bornalle), Pontevedra y Aldán (Punta Centolleira-Punta Arbosa, Isla de San Clemente-Monte Loira), Aldán (Punta de Pinténs, Playa de Arnelas) y Vigo (Ensenada de Liméns).

Tabla 2. Áreas ocupadas por los fondos de maërl limítrofes a polígonos de acuicultura en las Rías Baixas (Peña & Bárbara 2009).

Clases de cobertura de maërl (%)	Ría de Muros-Noia (km ²)	Ría de Arousa (km ²)	Ría de Pontevedra y Aldán (km ²)	Ría de Vigo (km ²)	Total (km ²)
1-25	0.14	1.05	0.05	0.08	1.31
26-50	0.05	0.28	0.01	0.17	0.51
51-75	0.08	0.59	0.01	0.08	0.76
76-100	0.07	0.46	0.01	0.45	0.99
Total (km²)	0.33	2.57	0.09	0.78	3.58

Transectos en polígonos de bateas de mejillón.

A lo largo del gradiente de alteración en los polígonos de batea, se observa una disminución de la cobertura de maërl, de la ratio maërl vivo/muerto (Fig. 10) y del espesor de la capa viva de maërl que llega a desaparecer bajo los cultivos. En general, el aspecto de las muestras más impactadas situadas justo debajo de los cultivos se caracteriza por contener una cantidad considerable de detritus y restos de conchas de mejillón que se concentran sobre el fondo (Figs. 11-13). A lo largo del gradiente hacia la batea, también se observa un descenso de la fracción de arena media-gruesa (0.02-2 mm) y un incremento de la fracción más fina correspondiente a fango (<0.050 mm), especialmente en un transecto realizado en el polígono de bateas interno de la Ensenada de Liméns (Ría de Vigo). En algunos casos, la clase granulométrica correspondiente a cascajo (>2 mm) se ve incrementada por el aporte de restos de concha de mejillón. Estas observaciones concuerdan con las realizadas por el equipo BIOMAERL en la Ría de Vigo (Abella *et al.* 1998, Mora *et al.* 1998), donde también se registró una menor ratio de maërl vivo en la estación impactada frente a la estación control, así como una mayor proporción de material conchífero procedente de la fragmentación de las conchas de mejillón. En la estación impactada también se observaron procesos de resuspensión del material pélico depositado por el efecto hidrodinámico. Paralelamente, en los sedimentos de la estación impactada, el equipo BIOMAERL registró valores más altos de materia orgánica y una composición inferior en carbonatos. El descenso en la abundancia de maërl vivo fue también observado en fondos de maërl escoceses afectados por biodeposición procedente de jaulas de peces salmónidos, incluso en aquellos situados en áreas de gran intensidad de corriente (Hall-Spencer *et al.* 2006, Hall-Spencer & Bamber 2007). Estos autores afirman que ésto se debe a que a diferencia de otro tipo de fondos blandos (Harstein & Stevens 2005), las partículas quedan atrapadas entre los talos ramificados del maërl durante los períodos de baja intensidad, por lo

que la resuspensión de las mismas con el aumento de corriente es casi nula (Hall-Spencer *et al.* 2006).

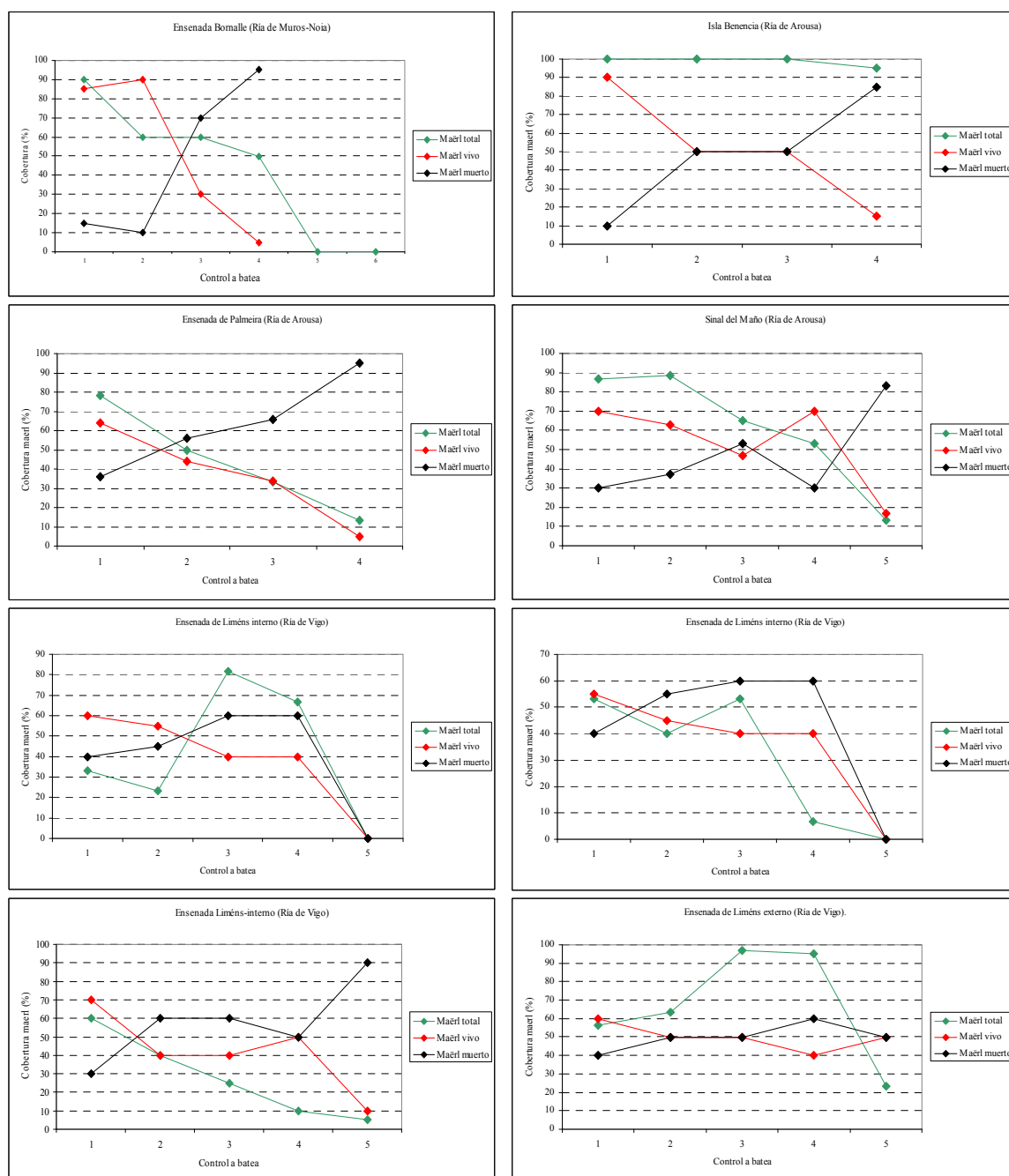


Figura 10. Variación de cobertura de maërl total (% en color verde) y de la ratio de maërl vivo (% en color rojo) y maërl muerto (% en color negro) desde el punto control a las bateas de mejillón en transectos realizados en las rías de Muros-Noia, Arousa y Vigo (polígono de bateas interno y externo).

Sin embargo, hay que destacar que en la Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, Fig. 10), el transecto más externo no sigue esta tendencia general de degradación, posiblemente porque ocupa un área inferior al interno (0.3 km² frente a 0.7 km²) y, por tanto, genera un menor

volumen de biodeposición. Además, a diferencia de lo observado en los fondos de maërl escoceses afectados por jaulas de peces, su situación más externa en la ría con mayor exposición al oleaje e intensidad de corriente puede favorecer la resuspensión de las partículas del biodepósito. A su vez, los bancos de maërl localizados en la Ensenada de Liméns limítrofes al polígono de bateas interno presentaron una ratio de maërl vivo inferior al del fondo de maërl influenciado por el polígono de bateas externo. Por otra parte, el transecto realizado en Isla Benencia (Ría de Arousa) presenta un gradiente decreciente de la ratio de maërl vivo, pero no de la cobertura de maërl total (Fig. 10); esto se debe a que no se alcanzó al punto más impactado porque en mayo de 2005 no se disponía de un scooter submarino para cubrir largas distancias mediante buceo.

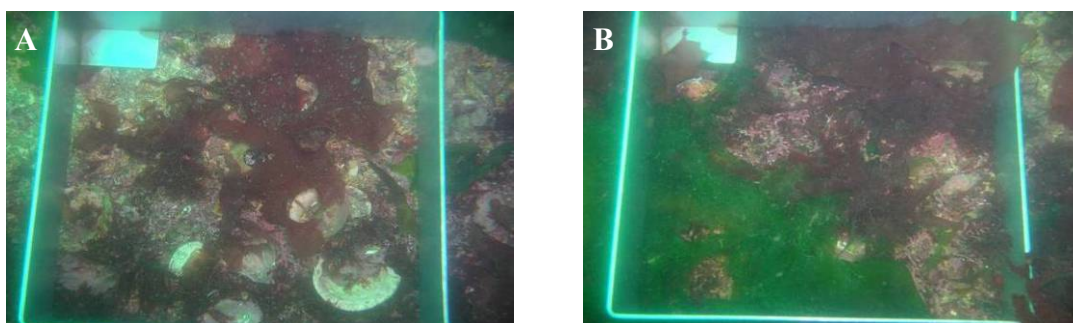


Figura 11. Punto control del transecto realizado en la Ensenada de Palmeira (Ría de Arousa, -12 m).

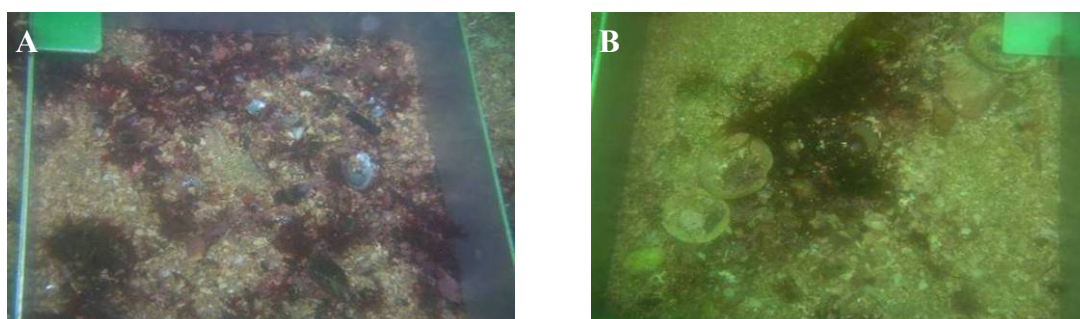


Figura 12. Punto intermedio del transecto del polígono de bateas interno en la Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -14 m).

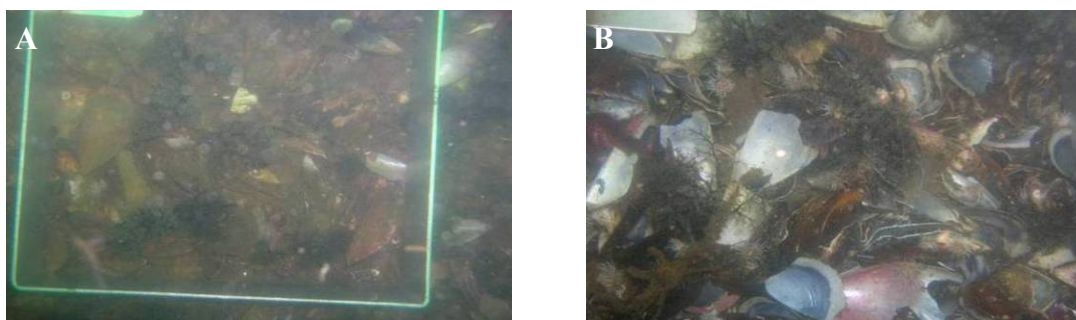


Figura 13. Detritus y conchas muertas de mejillón, bajo el polígono de bateas interno en la Ensenada de Liméns (Ría de Vigo, -14 m).

La degradación de los fondos de maërl también se manifiesta en un descenso de la riqueza florística asociada (Fig. 14). El descenso no es lineal por lo que a veces se producen repuntes en puntos intermedios del transecto, siempre localizados fuera del polígono de bateas. La única localidad en la que no se alcanzó un número mínimo de especies bajo el polígono de bateas ha sido en el de Isla Benencia, debido a que el transecto no fue lo suficientemente largo para alcanzar el punto más impactado. En puntos avanzados del transecto con marcada influencia de las bateas, se registró una escasa cobertura de la flora asociada e incluso un número muy bajo de especies. Esto se debe al aumento progresivo de la deposición de sedimento fino y también a la escasez y ausencia de maërl, particularmente del maërl vivo, que afecta negativamente a especies como *Cruoria cruoriaeformis* con tendencia a estar asociada al maërl vivo.

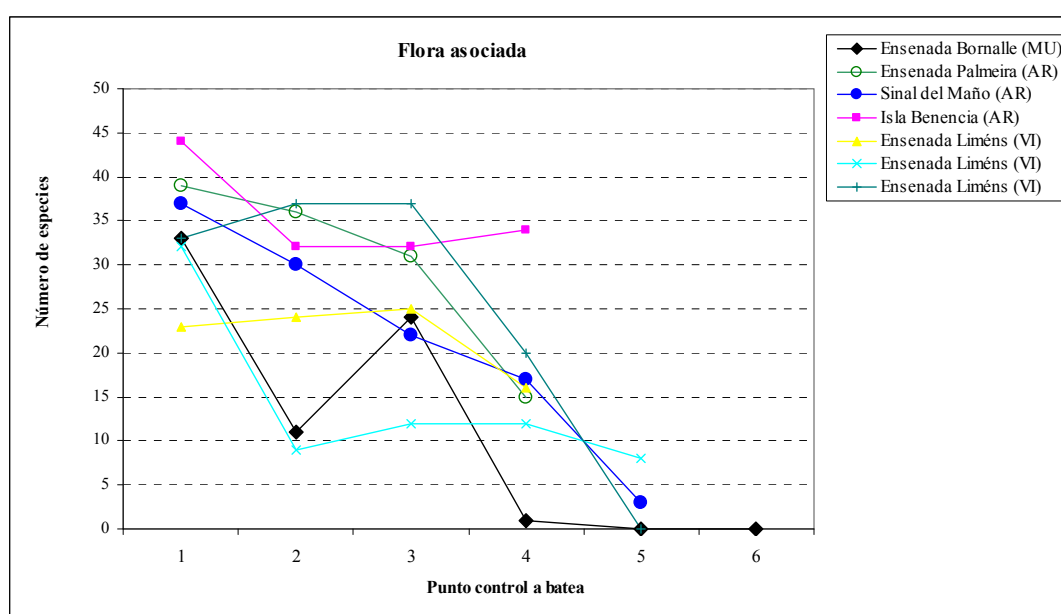


Figura. 14. Variación del número de especies de la flora asociada a los fondos de maërl registrada a lo largo de los transectos en las rías de Muros-Noia (MU), Arousa (AR) y Vigo (VI), desde el punto control al polígono de bateas de mejillón.

La mayoría de la flora asociada identificada en los transectos corresponde a especies de rodófitas. A lo largo del transecto hacia las bateas, las especies de mayor porte así como aquellas que proliferan durante la época estival sufren un descenso de cobertura e incluso desaparecen en los puntos de mayor alteración, tales como *Acrosorium ciliolatum*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chondracanthus teedei*, *Chondria coerulescens*, *C. dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cryptopleura ramosa*, *Cutleria multifida*, *Dictyota dichotoma*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Kallymenia reniformis*, *Nitophyllum punctatum*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisoni*, *Stenogramme interrupta*, *Ulva* spp., *Ulvaria obscura*, etc. También se produce un descenso gradual de la

cobertura y desaparición de especies incrustantes características de fondos de maërl tales como *Aglaozonia parvula*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cruoria rosea stadium*, *Rhododiscus pulcherrimus*, *Peyssonnelia spp.*, y especies de tipo filamentoso tales como *Cladophora rhodolithicola*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Pleonosporium borreri*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodothamniella floridula*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Tiffaniella capitata*, etc. Las especies foliosas de pequeño porte también sufren una drástica reducción de cobertura y llegan a desaparecer (*Apoglossum ruscifolium*, *Erythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Rhodophyllis divaricata*). Por otra parte, otras especies características de fondos de maërl en Galicia tales como *Gelidium maggsiae*, y especialmente *Gelidiella calcicola*, llegan a persistir en muestras de maërl bastante impactadas y con muy baja ratio de maërl vivo, debido a que su estrategia de vida mediante talos decumbentes debe ser más efectiva en ambientes sometidos a deposición. En los transectos estudiados, ha sido generalizada la presencia de la especie alóctona *Heterosiphonia japonica* en todos ellos. A nivel faunístico, el equipo BIOMAERL también observó en la Ría de Vigo una tendencia marcada hacia una fauna asociada compuesta por especies detritívoras típicas de fondos de batea de mejillón (Mora *et al.* 1998). En fondos de maërl afectados por jaulas de peces en Escocia, también fue registrada una abundante fauna característica de sedimentos enriquecidos con materia orgánica (Hall-Spencer *et al.* 2006, Hall-Spencer & Bamber 2007).

En cuanto al tamaño y grado esfericidad del maërl, el punto control presentó especímenes de mayor tamaño que los recolectados en la zona de influencia del polígono de bateas (Figs. 15-17). Respecto a la morfología, se registraron los 3 morfotipos descritos para el resto de fondos de maërl de Galicia (esferoidal, discoidal y elipsoidal). Las muestras de maërl recolectadas en los puntos control e impactados presentan un reparto similar de morfotipos, aunque en diferente ratio. En la Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia), la ratio de la clase discoidal disminuye en un punto avanzado del transecto situado a mayor profundidad. Dentro del transecto del polígono interno de bateas de la Ensenada de Liméns (Ría de Vigo), en un punto cercano a las bateas situado a la misma profundidad que el control, se registraron especímenes esferoidales. La tendencia al aumento del maërl esferoidal en áreas impactadas fue indicada por el equipo BIOMAERL Team (1999) en fondos de maërl de Malta sometidos al efecto abrasivo de la pesca de arrastre. Sin embargo, en el caso de Galicia, los polígonos de bateas producen un efecto protector frente al intenso movimiento del agua por lo que debería de producirse el efecto contrario, con una mayor tendencia al maërl discoidal (Bosence 1976, 1983b, Steller & Foster 1995). Una de las hipótesis que podría tener relación con la aparición de maërl esferoidal y el descenso en ratio de las formas discoidales a pesar del aumento de

profundidad, sea el menor tamaño que alcanza el maërl en puntos impactados lo cual podría facilitar su rodaje y potenciar la tendencia hacia morfotipos más inestables como el esferoidal y elipsooidal. Esta hipótesis que se baraja no dejar de ser provisional hasta que se haya completado y analizado el estudio de morfotipos del maërl en el resto de transectos.

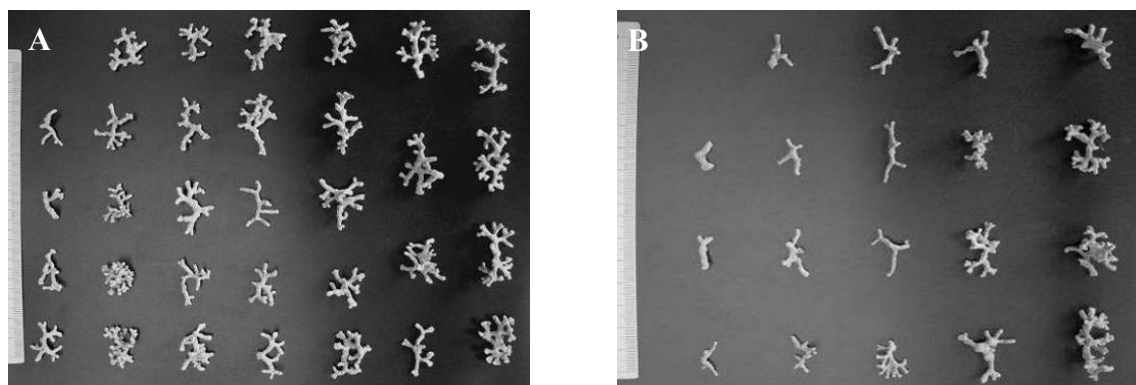


Figura 15. Ensenada de Bornalle (Ría de Muros-Noia). A. Punto control. LD: 2.37 ± 0.47 . SPH (23.3%), ELL (36.7%), DISC (40%). B. Punto impactado. LD: 1.96 ± 0.54 . SPH (47.6%), ELL (28.6%), DISC (23.8%).

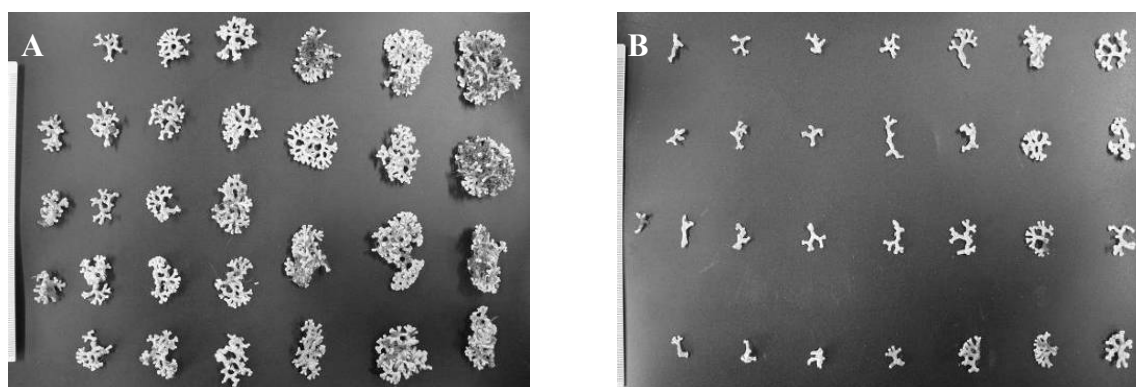


Figura 16. Ensenada de Liméns (Ría de Vigo). A. Punto externo control. LD: 2.56 ± 0.63 . ELL (16.7%), DISC (83.3%). B. Punto externo impactado. LD: 1.37 ± 0.34 . ELL (13.8%), DISC (86.2%).

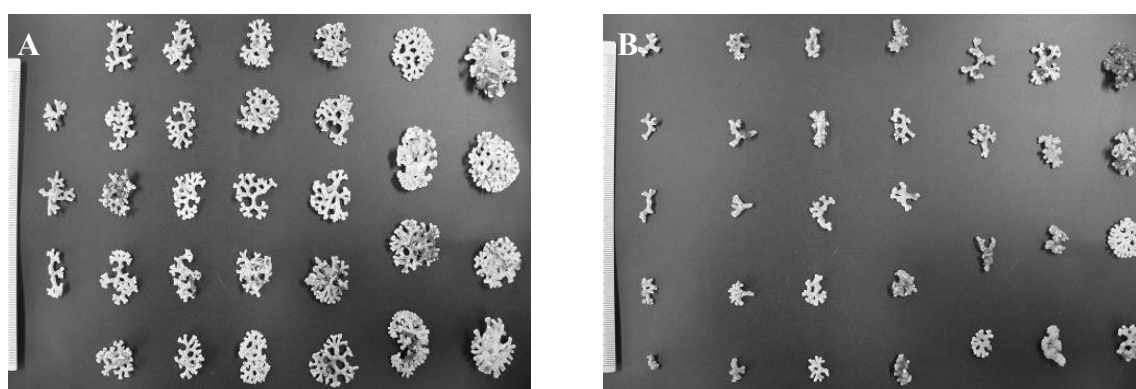


Figura 17. Ensenada de Liméns (Ría de Vigo). A. Punto interno control: LD: 2.56 ± 0.4 . ELL (3.2%), DISC (96.8%). B. Punto interno impactado: LD: 1.52 ± 0.36 . SPH (6.7%), ELL (33.3%), DISC (60%).

B.- Especies alóctonas en los fondos de maërl y cascajo.

Se ha registrado un total de 14 especies alóctonas en la flora asociada a los fondos de maërl y cascajo de Galicia: 10 Rhodophyta (*Anotrichium furcellatum*, *Antithamnionella spirographidis*, *A. ternifolia*, *Asparagopsis armata* –*Falkenbergia rufolanosa stadium*–, *Trailliella intricata stadium*, *Chrysomenia wrightii*, *Dasya sessilis*, *Heterosiphonia japonica*, *Lomentaria hakodatensis*, *Neosiphonia harveyi*), 3 Ochrophyta (*Colpomenia peregrina*, *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida*) y 1 Chlorophyta (*Codium fragile* subsp. *fragile*). *Lomentaria hakodatensis* y *Chrysomenia wrightii* aparecieron únicamente en fondos de cascajo. La mayoría de ellas no son de reciente introducción sino que están ampliamente extendidas por las costas gallegas (Bárbara *et al.* 1996, 1999, 2003, 2004, 2005a,b). La reciente observación de estructuras reproductoras sexuales en *Heterosiphonia japonica* (Bárbara *et al.* 2009b), de la cual sólo se conocían esporófitos fértiles en medio natural, indica una posible naturalización de la poblaciones. *Dasya sessilis* llevaba bastantes años introducida en Galicia (desde 1989, Peña & Bárbara 2006b), pero no llegó a ser detectada hasta hace poco debido a su confusión con otras especies nativas del mismo género. Hasta el momento, la única especie de reciente introducción asociada a este tipo de fondos blandos es *Chrysomenia wrightii* (Bárbara *et al.* 2008), de la que únicamente se conocen 3 poblaciones en la Ría de Arousa, una de ellas localizada en el entorno del Islote Galiñeiro (conlindante con el territorio marítimo protegido perteneciente al LIC “Complejo Ons-O Grove”).

La Ría de Arousa alberga el total de 14 especies alóctonas detectadas asociadas a fondos de maërl, seguida de las rías de Pontevedra y Aldán (11), Vigo (11), Muros-Noia (6), Ferrol (4), Viveiro (2) y O Barqueiro (1). La presencia en la Ría de Arousa de todas las especies alóctonas registradas en la presente tesis doctoral refuerza la propuesta de considerar esta ría como un *hotspot* para la introducción de especies alóctonas comparable a Étang de Thau (Thau Lagoon) en el Mediterráneo (Bárbara *et al.* 2008).

Los resultados obtenidos en cuanto a la presencia de especies no nativas en las rías gallegas guardan relación con el gran desarrollo de la acuicultura. Junto con el transporte marítimo, están consideradas como las vías más importantes de introducción y expansión de especies alóctonas (Ribera & Boudouresque 1995, Eno *et al.* 1997, Bárbara *et al.* 2003, Williams & Smith 2007). Procesos de importación de especies de moluscos bivalvos tales como la ostra japonesa (*Crassostrea gigas* Thunberg, 1793) para su cultivo en las rías gallegas, está considerada como uno de los vectores más probables de introducción en Galicia para el caso de varias de las

especies registradas (Sjøtun *et al.* 2008, Bárbara *et al.* 2008, 2009b). Si se compara el número actual de especies alóctonas detectadas en fondos de maërl de Galicia (14 especies) con las citadas en la bibliografía en varias rías (9 especies), se ha incrementado el número de especies alóctonas en fondos de maërl y cascajo de las rías gallegas (Tab. 3). Bien es cierto que a excepción de *Chrysomenia wrightii*, el resto de especies están ampliamente distribuidas en la costa gallega, por lo que este incremento de especies posiblemente se deba al menor número de estudios florísticos realizados en medio submareal respecto al intermareal.

Tabla 3. Especies alóctonas presentes en en fondos maërl y cascajo en Galicia. (B) datos procedentes de la bibliografía, (A) datos actuales procedentes de la tesis doctoral. Referencias bibliográficas: Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002), Ría de Arousa (Donze 1968, Bárbara *et al.* 2003, 2004), Ría de Pontevedra y Aldán (Hamel 1928) y Ría de Vigo (Seoane-Camba 1960).

	Ferrol		Muros-Noia		Arousa		Pontevedra y Aldán		Vigo	
	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A
Rhodophyta										
<i>Anotrichium furcellatum</i>	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+
<i>Antithamnionella spirographidis</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>Antithamnionella ternifolia</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+
<i>Asparagopsis armata</i> (<i>Falkenbergia rufolanosa</i> stadium)	-	-	-	+	+	+		+	+	+
<i>Trailiella intricata</i> stadium	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+
<i>Chrysomenia wrightii</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Dasya sessilis</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+
<i>Heterosiphonia japonica</i>	-	+	-	+	+	+	-	+	-	+
<i>Lomentaria hakodatensis</i>	-	-	-			+	-		-	
<i>Neosiphonia harveyi</i>	-	-	-			+	-	+	-	+
Ochrophyta										
<i>Colpomenia peregrina</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>Sargassum muticum</i>	-	-	-	+		+	-	+	-	+
<i>Undaria pinnatifida</i>	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+
Chlorophyta										
<i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Total	0	4	2	6	9	14	1	11	1	11

Dado el potencial de las especies alóctonas para alterar el medio y desplazar especies nativas asociadas a los fondos de maërl (BIOMAERL Team 1999, 2003, Husa *et al.* 2004, Klein & Verlaque 2009), se ha elaborado una breve descripción y comentarios de cada una de ellas.

Anotrichium furcellatum

Fig. 18

Especie de pequeño porte, introducida en la costa atlántica probablemente desde el Mediterráneo. Las primeras citas en la costa atlántica se localizan en Francia a principios del

siglo XX. Raramente produce tetrasporocistes (ausentes en Galicia), por lo que suele emplear como mecanismo de dispersión la fragmentación y desarrollo de puntos secundarios de fijación (Maggs & Hommersand 1993, Maggs & Stegenga 1999, ICES 2006, DAISIE 2009).

En Galicia, se citó por primera vez en las rías de Ferrol y A Coruña (Pérez-Cirera *et al.* 1989) pero actualmente está extendida a lo largo de la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005a). Asociada a fondos de maërl, había sido previamente citada en la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004). En la presente tesis doctoral, fue detectada casi todo el año y siempre estéril, con especímenes de hasta 4 cm de longitud, en diferentes tipos de fondos (maërl y cascajo mixtos con guijarros) y sustratos (epífita, sobre maërl, cascajo y guijarros) en casi todas las rías estudiadas y en un amplio intervalo de profundidad (2-34 m).

Antithamnionella spirographidis

Especie de pequeño porte procedente del Pacífico Norte (Lindstrom & Gabrielson 1989, Eno *et al.* 1997). Su rastro de introducción a lo largo de las costas europeas es confuso dada su similitud con *A. ternifolia* (L'Hardy-Halos 1986). En algunas regiones aparece estrechamente ligada a zonas portuarias (Maggs & Hommersand 1993, Maggs & Stegenga 1999), aunque la acuicultura mediante la importación de la ostra *Crassostrea gigas* también ha favorecido su introducción (Eno *et al.* 1997).

En Galicia, la primera cita corresponde a Niell (1978) y actualmente está extendida a lo largo de la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005a), con citas en fondos de maërl de las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993, Otero-Schmitt & Pérez-Cirera 2002) y Arousa (Bárbara *et al.* 2004). En la presente tesis doctoral fue detectada en varias épocas del año, con especímenes de hasta 2 cm de longitud y con tetrasporocistes, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (epífita, epizoica, sobre maërl y cascajo) en las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo, en un amplio intervalo de profundidad (6-23 m).

Antithamnionella ternifolia

Fig. 18

Especie de pequeño porte, de procedencia incierta debido al número de especies morfológicamente similares en diferentes partes del mundo. Los primeros registros en las costas europeas se remontan a principios del siglo XX (Maggs & Hommersand 1993, Maggs & Stegenga 1999). Se encontraron poblaciones europeas que divergen a nivel morfológico y reproductivo, lo cual evidencia procesos de hibridación interespecífica en la línea evolutiva de

esta especie (L'Hardy-Halos 1986). La vía de introducción más probable puede haber sido como *fouling* de embarcaciones y sobre cabos de amarre (Eno *et al.* 1997).

En Galicia, la primera cita corresponde a Hamel (1928). En la actualidad está extendida a lo largo de la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005a), con citas en fondos de maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Pontevedra (Hamel 1928). En la presente tesis doctoral fue detectada en varias épocas del año, con especímenes de hasta 3 cm de longitud y con tetrasporocistes, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (epífita, sobre maërl o sobre cascajo) en casi todas las rías estudiadas hasta 21 m de profundidad.

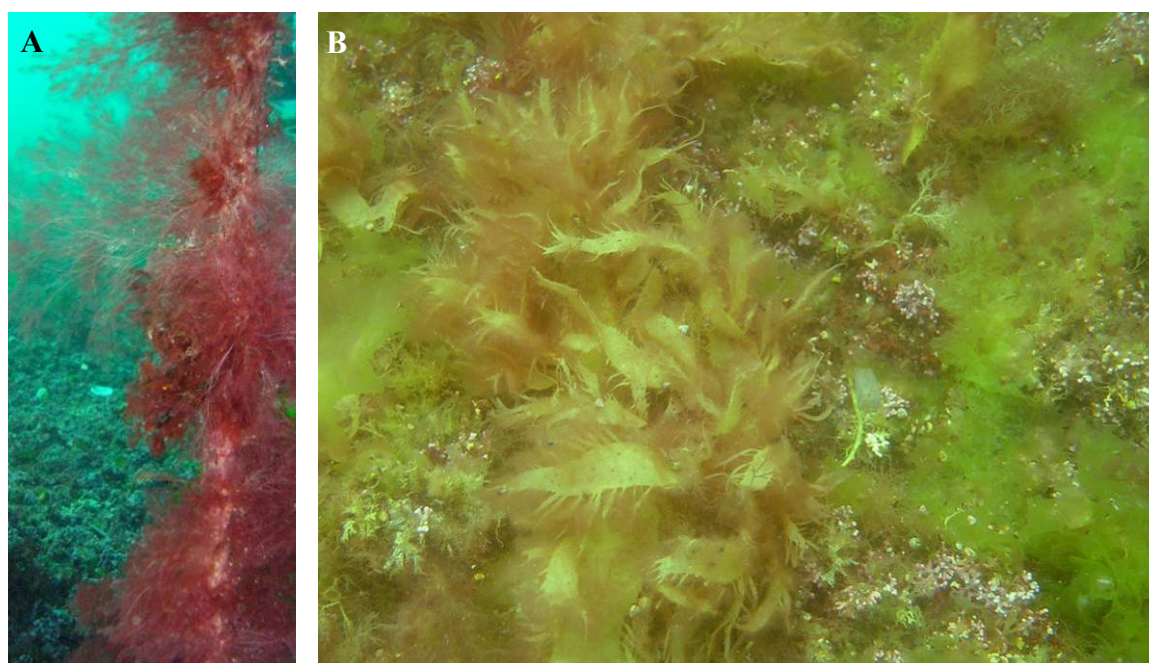


Figura 18. A. *Anotrichium furcellatum* con *Heterosiphonia japonica* colonizando diversos sustratos en un banco de maërl. B. *Antithamnionella ternifolia* sobre *Calliblepharis ciliata*. A,B: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

***Asparagopsis armata* (*Falkenbergia rufolanosa stadium*)**

Fig. 19

Especie con ciclo de vida hetemórfico procedente de Australia. Las primeras citas de esta especie en la costa europea se localizan en el Golfo de Vizcaya y en el Mediterráneo por lo que se propone varios eventos de introducción independientes (Irvine *et al.* 1975, Maggs & Stegenga 1999). El gametófito porta unas ramas espinosas características que facilitan su enganche a material flotante. El tetrasporófito (*Falkenbergia rufolanosa*) tiene pequeño porte y se dispersa por flotación. Estudios de las poblaciones europeas indican que ambas fases presentan una gran capacidad de reproducción vegetativa (Dixon 1965). Asimismo, contiene

compuestos halogenados tóxicos que actúan frente a bacterias, hongos y ramoneadores (Maggs & Stegenga 1999). La principal vía de introducción en las costas europeas ha sido la acuicultura mediante la importación de la ostra *Crassostrea gigas* (Eno *et al.* 1997).

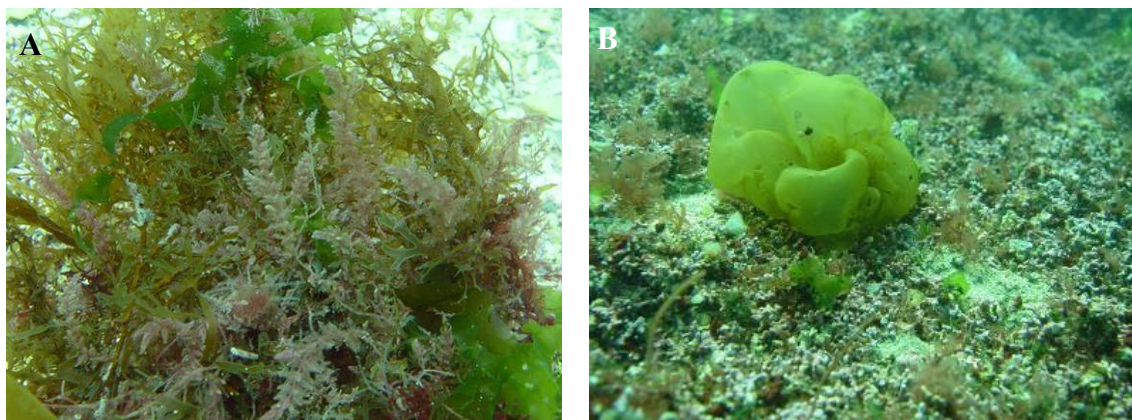


Figura 19. A. *Asparagopsis armata* con *Dictyota dichotoma* sobre maërl. B. *Colpomenia peregrina* sobre maërl. A: Isla Vionta, Achipiélago de Sálvora (Ría de Arousa, -3 m); C: Con de Pego (Ría de Vigo, -4 m).

Las primeras citas de esta especie en Galicia se remontan a la Ría de Pontevedra (Miranda 1934). En la actualidad está extendida a lo largo de la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005a). Únicamente la fase gametofítica fue anteriormente citada en fondos de maërl de las rías de Arousa (Donze 1968) y Vigo (Seoane-Camba 1960). En la presente tesis doctoral, el gametófito fue detectado estéril, con especímenes de hasta 10 cm de longitud, en algunas épocas del año en las rías de Arousa y Pontevedra y Aldán, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y hábito (epífita, sobre maërl y cascajo) hasta 24 m de profundidad. Mientras que la fase esporofítica, con especímenes de hasta 5 cm de longitud, se encontró con cierta frecuencia a lo largo de todo el año en todas las rías estudiadas, tanto en fondos de maërl como de cascajo bajo diferentes tipos de sustrato (epífita, sobre maërl y cascajo) hasta 25 m de profundidad.

Bonnemaisonia hamifera (***Trailliella intricata stadium***)

Especie con ciclo de vida hetemórfico procedente de Japón. Las primeras citas de esta especie en Europa proceden del sur de Inglaterra y Francia (1890-1893); en la actualidad, está distribuida por toda la costa europea con poblaciones estables y naturalizadas. El gametófito es muy conspicuo y presenta ramas espinosas, mientras que el tetrasporófito (*Trailliella intricata*) es de pequeño porte. Ambas fases contienen metabolitos que inhiben crecimiento y fijación de bacterias y actúan frente ramoneadores (ICES 2006) y se propagan rápidamente mediante reproducción vegetativa. Las ramas espinosas del gametófito facilitan su dispersión al enredarse

a material flotante (Maggs & Stegenga 1999). Se considera que la principal vía de introducción en las costas europeas ha sido la acuicultura (Eno *et al.* 1997).

En las costas gallegas, únicamente se conoce el tetrasporófito (*Trailiella intricata*), siempre asociado a fondos de maërl y cascajo (Bárbara *et al.* 2004). En la presente tesis doctoral, la fase tetrasporofítica fue detectada estéril, casi todo el año, con especímenes de hasta 2 cm, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustrato (epífita, sobre maërl y cascajo) en las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo en un intervalo amplio de profundidad (3-41 m).

Chrysomenia wrightii

Procedente de Japón y conocida únicamente en el Mediterráneo (Étang de Thau, Ben Maiz *et al.* 1987), ha sido también detectada en la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2008) durante la presente tesis doctoral. En la Ría de Arousa, se detectaron un total de 4 poblaciones con gametófitos y esporófitos de hasta 40 cm de longitud, asociadas a fondos submareales de roca, cascajo y fango (9-14 m) en septiembre y octubre. La existencia de 4 poblaciones estables indica que esta especie pudo haber pasado desapercibida hasta ahora, posiblemente gracias a su ciclo de vida corto y su hábitat infralitoral. El estudio genético entre ejemplares gallegos y coreanos indica que las poblaciones gallegas se deben a un evento reciente de introducción procedente del Pacífico, favorecido por el gran desarrollo de acuicultura intensiva en las rías gallegas.

Dasya sessilis

Fig. 20

Procedente de Japón, fue detectada por primera vez en las costas europeas en el Mediterráneo (Étang de Thau, Verlaque 2002). Durante la presente tesis doctoral fue encontrada asociada a fondos de maërl y cascajo, y también en otras localidades gallegas donde había sido confundida con otras especies del género *Dasya* (Peña & Bárbara 2006b). En la actualidad, también está distribuida en la costa portuguesa (Araujo *et al.* 2009). Mediante el estudio de material de herbario, se ha podido concluir que las primeras introducciones de *D. sessilis* en Galicia se remontan a 1989 (Peña & Bárbara 2006b).

Citada previamente en un fondo de maërl de la Ría de Arousa como *Dasya punicea* (Bárbara *et al.* 2004), en la presente tesis doctoral se encontraron gametófitos y tetrasporófitos de hasta 15 cm de longitud, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (epífita, epizoica, sobre maërl y cascajo) en casi todas las rías estudiadas en un intervalo de profundidad de 2-18 m. *Dasya sessilis* fue recolectada en diferentes épocas del año, con elevada cobertura en junio, septiembre y noviembre.

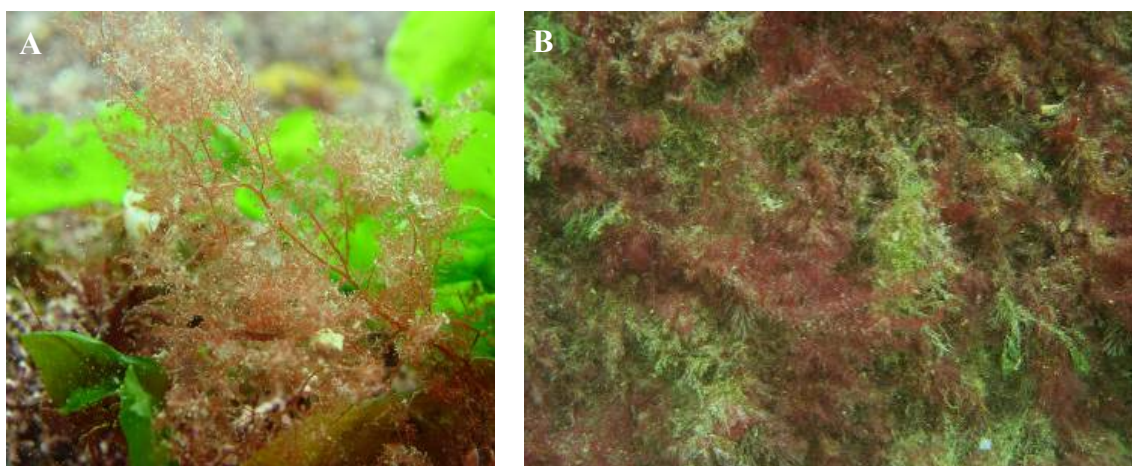


Figura 20. A. *Heterosiphonia japonica* sobre maërl. B. Población submareal de *Dasya sessilis* en una zona portuaria. A: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m); B: Puerto de Moaña (Ría de Vigo, -2 m).

Heterosiphonia japonica

Figs. 18, 20

Conocida anteriormente en las costas europeas como *Dasysiphonia* sp. (Stegenga 1997, Maggs & Stegenga 1999, Bárbara 2003, Husa *et al.* 2004), *Heterosiphonia japonica* es una especie alóctona procedente del Pacífico que tiene una amplia distribución en las costas europeas. Mientras la principal vía de introducción en la costa septentrional europea (Mar del Norte, Escandinavia) ha sido el transporte marítimo gracias a la capacidad de supervivencia de fragmentos de esta especie, en la costa meridional europea su propagación se le atribuye a la acuicultura (Sjötun *et al.* 2008). La mayoría de las poblaciones europeas presenta tetrasporocistes. Tan sólo en algunas poblaciones holandesas y gallegas se han detectado recientemente estructuras reproductoras sexuales, estas últimas halladas durante la presente tesis doctoral (Bárbara *et al.* 2009b).

Los primeros registros de esta especie se remontan a 1984 en la Bretaña francesa y 1988 en Galicia (Bárbara *et al.* 2003, Peña & Bárbara 2006b, Sjötun *et al.* 2008). En la presente tesis doctoral, fueron detectados especímenes de *H. japonica* de hasta 25 cm de longitud en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (epífita, epizoica, sobre maërl y cascajo) en casi todas las rías estudiadas hasta 38 m de profundidad. *Heterosiphonia japonica* fue recolectada todo el año, con elevada cobertura de marzo a septiembre. En ocasiones fue detectada junto a *Dasya sessilis*.

Lomentaria hakodatensis

Especie procedente del Pacífico, detectada por primera vez en las costas europeas en la Bretaña francesa (Cabioc'h & Magne 1987). Posteriormente, en 1996, fue registrada en las costas gallegas como primera cita para la Península Ibérica (Bárbara & Cremades 1996). El vector más probable de introducción de esta especie en las costas europeas ha sido la acuicultura (Cabioc'h & Magne 1987, ICES 2006).

En la presente tesis doctoral, *L. hakodatensis* ha sido detectada de forma ocasional en fondos someros de cascajo de la Ría de Arousa (3-5 m).

Neosiphonia harveyi

Especie procedente del Pacífico cuya introducción en las costas europeas se produjo a lo largo del siglo XX. *Neosiphonia harveyi* suele estar epífita de otras especies alóctonas como *Sargassum muticum*, *Codium fragile* o *Grateloupia turuturu*. Es capaz de sobrevivir en un rango amplio de temperatura (4-22° C) y presenta además compuestos halogenados que la protegen frente a ramoneadores (Maggs & Stegenga 1999). Los principales vectores de introducción en las costas europeas han sido la acuicultura y el transporte marítimo. En zonas portuarias, esta especie es particularmente abundante (Eno *et al.* 1997, Maggs & Stegenga 1999, Afonso-Carrillo *et al.* 2002).

En Galicia, *N. harveyi* está distribuida por toda la costa (Bárbara *et al.* 2005a), incluyendo zonas portuarias (Guillermes 1997, Peña & Bárbara 2002). Hasta ahora no había sido detectada en fondos de maërl. En la presente tesis doctoral, fueron detectados gametófitos y tetrasporófitos de hasta 5 cm de longitud, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (epífita, sobre maërl y cascajo) en las rías de Arousa, Pontevedra y Vigo entre 2-9 m de profundidad. *N. harveyi* fue recolectada de marzo a septiembre.

Colpomenia peregrina

Fig. 19

Especie procedente del Pacífico cuyos primeros registros en Europa datan de principios del siglo XX en Francia e Inglaterra. Su morfología favorece su dispersión mediante flotación. Además, presenta una elevada tasa de crecimiento y carece de ramoneadores en las costas europeas (Eno *et al.* 1997). El vector de introducción en las costas europeas ha sido la acuicultura (Eno *et al.* 1997, ICES 2006).

En Galicia, *Colpomenia peregrina* está extendida por toda la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005b). En fondos de maërl fue citada anteriormente en las rías de Muros-Noia (Otero-Schmitt 1993) y Arousa (Donze 1968). En la presente tesis doctoral, *C. peregrina* fue detectada de febrero a septiembre, con especímenes de hasta 8 cm y elevado porcentaje de cobertura (40%) en junio, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (epífita, sobre maërl y cascajo) en las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo hasta 13 m de profundidad.

Sargassum muticum

Fig. 21

Especie procedente del Pacífico cuyos primeros registros en Europa datan de 1960-1966 en las costas francesa e inglesa del Canal de la Mancha (Farnham *et al.* 1973, Critchley *et al.* 1983, Eno *et al.* 1997). Presenta una elevada capacidad de dispersión mediante fragmentos y vesículas de flotación que le permiten desplazarse mediante las corrientes marinas. También pueden propagarse como *fouling* en embarcaciones o en el agua de lastre, presenta una elevada tasa de crecimiento y alto potencial reproductivo capaz de generar receptáculos que pueden sobrevivir flotando hasta 3 meses. Tolera cambios de salinidad y temperatura, pero no resiste la desecación, por eso llega a ser más competitiva en ambientes submareales. Todas estas características lo hacen una especie invasora exitosa (Inderjit *et al.* 2006). La principal vía de introducción en las costas europeas ha sido la acuicultura mediante la importación de ostra japonesa *Crassostrea gigas* (Eno *et al.* 1997).

En Galicia, *Sargassum muticum* fue detectada por primera vez en 1986 (Pérez-Cirera *et al.* 1989) y en la actualidad está ampliamente extendida por toda la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005a). Hasta ahora no había sido detectada en fondos de maërl, probablemente debido a la escasa exploración de este hábitat submareal. En la presente tesis doctoral, *S. muticum* fue detectada en diferentes épocas del año (con receptáculos en septiembre), con especímenes de casi 2 m de longitud, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo mixtos con guijarros) y sustratos (maërl, cascajo y guijarros) en las rías de Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo entre 2-13 m de profundidad.

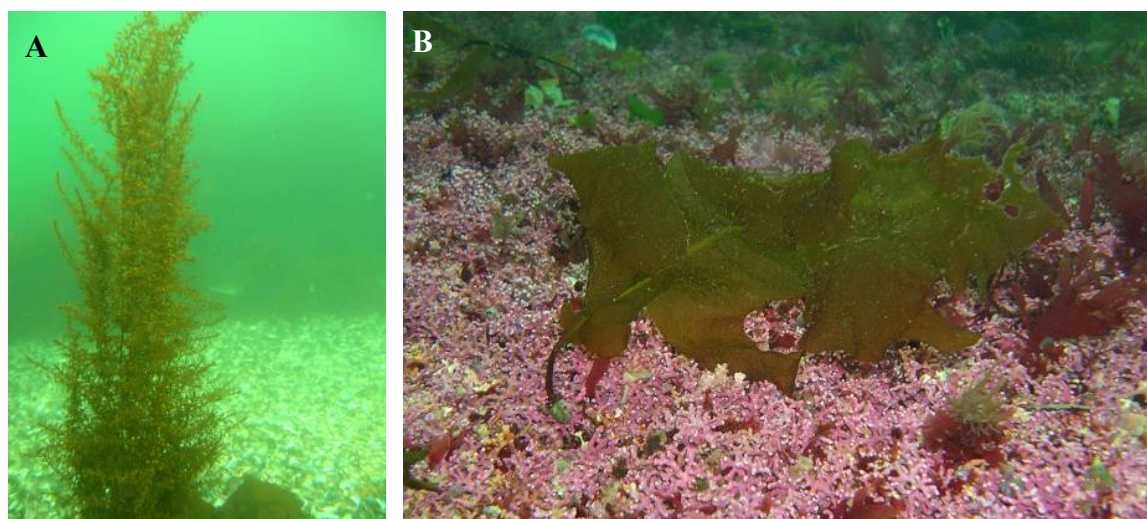


Figura 21. A. *Sargassum muticum* en un fondo de maërl. B. *Undaria pinnatifida* en un fondo de maërl. A-B: Isla Benencia (Ría de Arousa, -3 m).

Undaria pinnatifida

Fig. 21

Especie de interés comercial procedente del Pacífico cuyo primer registro ha sido en la costa mediterránea francesa (Étang de Thau, Perez *et al.* 1981). De allí fue introducida de manera intencionada a la Bretaña francesa (1983) para su cultivo. Los principales vectores de introducción en las costas europeas han sido la acuicultura mediante la importación de ostra japonesa *Crassostrea gigas* y el transporte marítimo como fouling (Hay 1990, Fletcher & Manfredi 1995, Eno *et al.* 1997, ICES 2006, Inderjit *et al.* 2006).

En Galicia, fue localizada por primera en la Ría de Arousa (Santiago-Caamaño *et al.* 1990) y en la actualidad está extendida por toda la costa gallega excepto en la costa norte (Bárbara *et al.* 2005b, Cremades *et al.* 2006). En fondos de maërl fue citada anteriormente en la Ría de Arousa (Bárbara *et al.* 2004). En la presente tesis doctoral, *U. pinnatifida* fue observada casi todo el año, con especímenes de hasta 50 cm y elevado porcentaje de cobertura (20%) en julio, en diferentes tipos de fondos (maërl, cascajo) y sustratos (sobre maërl y cascajo) en las Rías Baixas hasta 22 m de profundidad.

Codium fragile* subsp. *fragile

Conocida anteriormente como *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* (Van Goor) Silva, los primeros registros en Europa de esta especie procedente del Pacífico datan de primeros del siglo XX en Holanda. De ahí se extendió a Inglaterra y Escocia mediante dispersión por flotación

(Eno *et al.* 1997). Tiene un rápido crecimiento y eficaz propagación vegetativa. Además, carece de ramoneadores en algunas zonas de las costas europeas (Eno *et al.* 1997). Los vectores de introducción en las costas europeas han sido la acuicultura y el transporte marítimo como fouling o en el agua de lastre (Eno *et al.* 1997, ICES 2006).

En Galicia, los primeros registros corresponden a 1986 (Pérez-Cirera *et al.* 1989) y actualmente está extendida por toda la costa gallega (Bárbara *et al.* 2005b). Hasta ahora no había sido detectada en fondos de maërl. En la presente tesis doctoral, *C. fragile* subsp. *fragile* fue detectada de forma ocasional en un fondo de maërl de la Ría de Arousa a 4 m de profundidad, en estado vegetativo en el mes de junio.

C.- Actividades potencialmente dañinas para los fondos de maërl.

Dado que el trabajo de campo se ha centrado fundamentalmente en el estudio del impacto de la acuicultura del mejillón, el efecto de otras actividades antrópicas citadas en otros estudios tales como las artes de pesca y marisqueo de arrastre ha sido obtenida a partir de bibliografía relacionada. Está documentado que el impacto mecánico de dichas artes provoca la disminución de cobertura de maërl y su fragmentación, la homogeneización y desaparición de la estructura tridimensional de los fondos de maërl, así como cambios en la biota asociada, en términos de descenso en la abundancia de especies asociadas dominantes, desplazamiento de especies, alteración de nichos ecológicos y cambios en las interacciones bióticas entre especies (Hall-Spencer 1995, Grall & Glémarec 1997, BIOMAERL Team 1999, 2003, Hall-Spencer & Moore 1999, 2000, De Grave & Whitaker 1999, Bordehore *et al.* 2003, Grall & Hall-Spencer 2003, Hall-Spencer *et al.* 2003, Hauton *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2003). Hay que destacar, sin embargo, que en fondos de maërl del Mediterráneo sometidos al impacto de la pesca de arrastre no se observaron cambios considerables en la flora asociada en comparación con la registrada en áreas no afectadas por dicha actividad (BIOMAERL Team 1999, Bordehore *et al.* 2003). Pero, por otra parte, el efecto de arrastre por el fondo marino provoca una resuspensión del sedimento marino incrementando la turbidez del agua (Hauton *et al.* 2003). Esta alteración del fondo favorece la liberación de nutrientes a la columna de agua, pero también de sustancias contaminantes producidas por metales situados en capas inferiores del sedimento que son sensibles a la reacción redox al entrar en contacto con el oxígeno (Howell 1985).

Según el Decreto 424/1993 que establece las normas de regulación de artes de pesca y marisqueo en Galicia (Xunta de Galicia 1994), el arrastre de fondo y el arrastre pelágico y semipelágico no están permitidos en el entorno de las rías gallegas. Respecto a las artes de pesca artesanal de arrastre o mixto de arrastre-cerco (Fig. 22), se emplean el bou de vara, el bou de man (o rapeta) y el boliche (o chinchorro). El bou de vara se caracteriza por presentar en la parte anterior una vara rígida que mantiene constante la abertura horizontal del arte. Sólo está autorizado en la Ría de Arousa, mientras que el bou de man (mixto de arrastre-cerco) está autorizado en las rías de Arousa, Pontevedra y Aldán y Vigo. Ambas artes sólo pueden emplearse en áreas cercanas a polígonos de bateas, canales de navegación y en áreas de libre marisqueo de profundidad superior a 10 m, en el período comprendido entre noviembre y marzo, y en horario diurno y nocturno. Las dimensiones máximas permitidas para el bou de vara son 6 m de longitud para la vara y cope, 60 mm de luz de malla del calón y 50 mm de luz de malla del cope. En el caso del bou de man, las alas no pueden superar los 30 m de longitud, y la

luz de malla del calón y cope deben ser inferiores a 80 mm y 50 mm, respectivamente. El boliche es también un arte mixto de arrastre-cerco que se emplea entre julio y septiembre, únicamente en horario diurno y su uso está supeditado a los planes de explotación emitidos por la Xunta de Galicia ya que presenta una malla muy tupida y se emplea en zonas más someras. Las dimensiones máximas permitidas son 75 m de longitud de las alas, 2 m de longitud de la mesa, 7 m de longitud del cope y 3 m de longitud de la corona; la luz de malla debe ser superior a 17 mm.

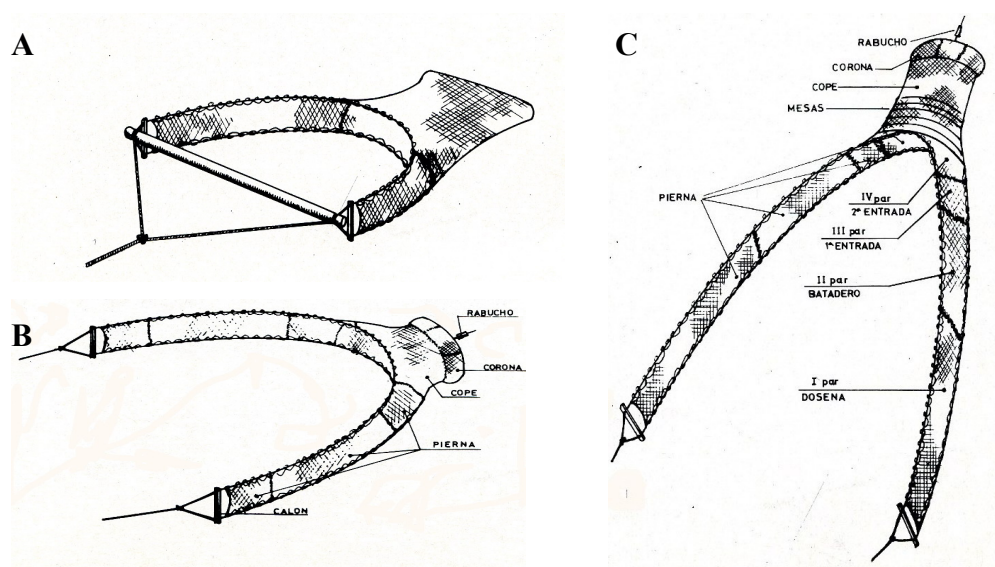


Figura 22. Artes de pesca artesanal de arrastre y mixtos de arrastre-cerco (Arnáiz & De Coö 1990). A. Bou de vara. B. Bou de man o rapeta. C. Boliche o chinchorro.

Según datos recientes (Xunta de Galicia 2008a), 274 embarcaciones tienen autorización para emplear estas artes de pesca en las Rías Baixas, y algunas de ellas pueden emplear más de una. En la Ría de Ferrol no hay embarcaciones registradas para el uso de estas artes. El boliche o chinchorro abarca el mayor número de embarcaciones (173): 25 en la Ría de Muros-Noia (puertos de Noia -17- y Portosín -8-), 46 en la Ría de Arousa (puertos de A Illa -10-, A Pobra do Caramiñal -6-, Rianxo -3-, Vilaxoán -3-, Cambados -23- y O Grove -1-), 48 en la Ría de Pontevedra y Aldán (puertos de Aldán-Hío -14-, Bueu -10-, Campelo -2-, Combarro -7-, Pontevedra -2-, Portonovo -1- Raxó -8- y Sanxenxo -4-) y 58 en la Ría de Vigo (puertos de Cangas -15-, Moaña -26- Redondela -14- y Vigo -3-). El "bou de man" es empleado por 68 embarcaciones: 16 en la Ría de Arousa (puertos de A Illa -1-, Cambados -8-, Rianxo -4- y Vilaxoán -3-), 14 en la Ría de Pontevedra y Aldán (puertos de Aldán-Hío -2-, Campelo -3-, Combarro -2- y Raxó -7-) y 38 en la Ría de Vigo (puertos de Cangas -5-, Moaña -12- y

Redondela -21). Por último, el bou de vara que está restringido a la Ría de Arousa es empleado por un total de 90 embarcaciones (puertos de A Illa -1-, A Pobra do Caramiñal -9-, Cambados -33-, O Grove -1-, Rianxo-45-, Ribeira -1-, Vilanova -3-).

En cuanto a las artes de marisqueo de arrastre (Xunta de Galicia 1994, 2008b), éstas se pueden dividir en dos tipos: arrastre de tracción mecánica y arrastre de tracción manual desde embarcación (denominado marisqueo a flote). Hay dos artes de tracción mecánica (Fig. 23): rastros de vieira (*Pecten maximus*), volandeira (*Aequipecten opercularis* Linnaeus, 1758) y zamburiña (*Chlamys varia* Linnaeus, 1758), y también los endeños remolcados ("can de ameixa") para la almeja rubia (*Venerupis rhomboideus* Pennant, 1777). Desde hace varios años está prohibido el empleo de artes de tracción mecánica para la recolección de navaja (*Ensis arcuatus* Jeffreys, 1865), lingueirón (*E. siliqua* Linnaeus, 1758) y lingueirón vello (*Solen marginatus* Pulteney, 1799), siendo obligatorio su captura mediante buceo en apnea o con suministro de aire desde embarcación. Las artes de marisqueo remolcadas consisten en una estructura metálica de dimensión variable (longitud máxima 90 cm para endeño, 175 cm para rastros) provista de una hilera de dientes metálicos generalmente curvados (hasta 10 cm de longitud para rastro, 15 cm para endeño) con una separación mínima variable (2.5 cm para endeño, 8 cm para rastro) que facilitan su penetración en el fondo. Cada embarcación está autorizada a emplear un máximo de dos artes. Los rastros remolcados sólo pueden emplearse para la recolección de las especies citadas (vieira, volandeira y zamburiña) en fondos superiores a 5 m de profundidad, mientras que el endeño remolcado para almeja rubia se emplea a mayor profundidad (>15 m). Durante el lance, el arte de pesca es arrastrado por el fondo, removiendo el sustrato y penetrando en él con el objeto de recolectar los moluscos bivalvos.

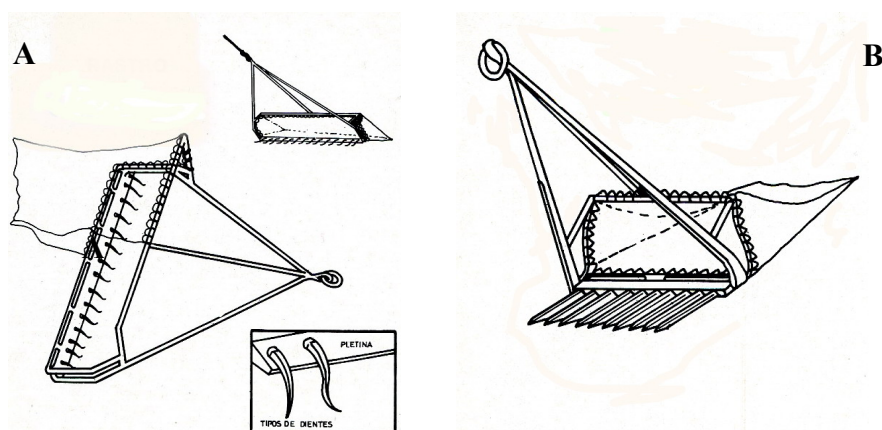


Figura 23. Artes de marisqueo de arrastre de tracción mecánica (Arnáiz & De Coó 1990). A. Rastro de vieira. B. Endeño remolcado o "can de ameixa".

Respecto a las artes de marisqueo de tracción manual desde embarcación (conocido como marisqueo a flote), se emplean los rastros o angazos, los raños y las ganchas (Xunta de Galicia 1994, Fig. 24). Éstas consisten en unas estructuras metálicas triangulares (rastros, angazos) o rectangulares (raños, ganchas) de hasta 70 cm de longitud, provistas de dientes de hasta 19 cm de longitud con una separación mínima de 1.5-2 cm. El copo puede ser de malla (rastros, angazos) o bien metálico semicilíndrico a cóncavo (raños, ganchas) con varillas paralelas con 1.5 cm de separación entre sí, o entrecruzadas formando cuadrículas de 2 x 2 cm. En su extremo, presenta una vara de madera o de otro material de longitud variable dependiendo de la profundidad a la que se encuentre el banco marisquero. El arte se lanza lo más lejos posible y se arrastra manualmente por el fondo para que los dientes se claven en el sedimento y los moluscos bivalvos queden almacenados en la cesta. Una vez que está a la altura de la embarcación, el arte de pesca se va subiendo a bordo de forma que los moluscos bivalvos quedan almacenados en el copo y el sustrato marino retenido va cayendo al mar.

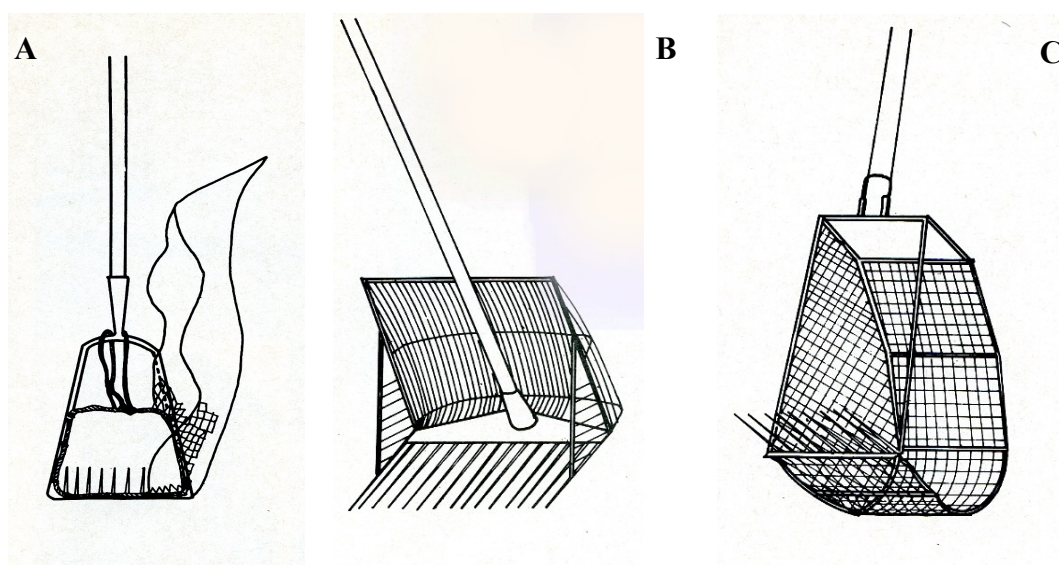


Figura 24. Artes de marisqueo de arrastre de tracción manual –marisqueo a flote– (Arnáiz & De Coa 1990). A. Rastro o angazo. B. Raño. C. Gancha.

Datos recientes indican que la flota pesquera con artes de marisqueo de arrastre (tracción mecánica y manual a flote) asciende a 2812 embarcaciones (Xunta de Galicia 2008a): 92 en la Ría de Ferrol, 519 en la Ría de Muros-Noia, 1456 en la Ría de Arousa, 253 en la Ría de Pontevedra y Aldán y 492 en la Ría de Vigo. A nivel de Galicia, el número de embarcaciones dedicadas al marisqueo mediante tracción mecánica es muy inferior al manual (269 embarcaciones frente a 2693). El rastro de vieira concentra un mayor número de barcos (201), seguida del rastro de

volandeira, zamburiña y ostra (34) y el endeño remolcado para almeja rubia (34). En cuanto al marisqueo mediante tracción manual (Fig. 25), la mayoría de embarcaciones se sitúa en las Rías Baixas (2407). La Ría de Arousa concentra el mayor número de embarcaciones (1368), seguida de la Ría de Muros-Noia (517), Ría de Vigo (344), Ría de Pontevedra y Aldán (178) y Ría de Ferrol (71).



Figura 25. Marisqueo a flote. A: Isla Cortegada (Ría de Arousa); B: Ensenada Bornalle (Ría de Muros-Noia).

En los planes de explotación marisquera elaborados cada año por la Xunta de Galicia, aparecen asignadas a cada cofradía de pesca las especies a explotar, el tramo geográfico de explotación, el arte de pesca autorizado, los meses de extracción, el máximo de días permitidos y el número máximo de embarcaciones; en el caso de marisqueo mediante buceo se especifica además el número de buceadores. En estos planes también se contempla la autorización para realizar otras acciones derivadas de la explotación sobre el fondo marino (arados y enmienda del sustrato), sobre el recurso (rareos, traslados y siembras) y sobre los competidores (eliminación de depredadores, especialmente de equinodermos). Aparte de esta regulación por parte de los planes de explotación marisquera, la Xunta de Galicia ha prohibido el incremento de artes de marisqueo de tracción manual debido al esfuerzo pesquero existente sobre las especies recurso (Xunta de Galicia 2004). Esta prohibición, sin embargo, es de carácter temporal. Otra restricción al marisqueo está relacionada con la limitación de la extracción de vieira en función del contenido en toxina amnésica ASP (*Amnesic Shellfish Poison*) derivada de afloramientos de diatomeas del género *Pseudo-nitzschia* (Xunta de Galicia 2002a). Esta toxina, con especial incidencia en las vieiras, se acumula principalmente en el hepatopáncreas de estos bivalvos por lo que además es obligatorio el eviscerado de estos organismos en empresas homologadas previo a su comercialización. Asimismo, organismos dependientes de la Xunta de Galicia realizan controles rutinarios de diversas toxinas en zonas de extracción de moluscos

epifaunales e infaunales para abrir o clausurar de forma cautelar zonas de producción de las rías hasta que los controles confirmen el descenso de toxicidad o su ausencia.

Diversos esfuerzos se están llevando a cabo para mejorar la gestión de los recursos marinos de los bancos marisqueros y defender el marisqueo artesanal como una alternativa óptima frente a otras actividades pesqueras más agresivas (Molares 2007, Parada 2007). La reciente creación en Galicia de dos reservas marinas de interés pesquero (REMIPs Os Miñarzos en Lira y A Ría de Cedeira) surgen al amparo de estas acciones (Decretos 87/2007, 28/2009, Xunta de Galicia 2007b, 2009). Sin embargo, existe un gran desconocimiento sobre el efecto de este tipo de marisqueo artesanal sobre los fondos marinos gallegos, particularmente del marisqueo a flote. A partir de las observaciones realizadas a lo largo de la presente tesis doctoral, se ha visto que en algunos bancos de maërl someros estudiados no se ha advertido *a priori* signo alguno de alteración (Peña & Bárbara 2008b); sin embargo, en otros bancos de maërl se han detectado alteraciones puntuales del fondo en forma de abundantes manchas de maërl muerto, probablemente debidas a la acción de arrastre del arte de marisqueo sobre el fondo (Fig. 26).



Figura 26. A-B. Banco de maërl alterado con áreas de maërl muerto o sin capa viva de maërl. As Rodeiras (Ría de Vigo, -5 m).

En el Reino Unido, Kaiser *et al.* (2001) detectaron una variación a pequeña escala de la heterogeneidad del hábitat debido a la explotación de *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758) mediante rastrillaje de un banco intermareal; sin embargo, estas alteraciones no persisten a largo plazo, salvo en el caso de que existan especies cruciales para la estabilidad del ambiente sedimentario tal como ocurre en hábitats biogénicos. Respecto a los fondos de maërl europeos, todos los estudios sobre el impacto de actividades pesqueras y marisqueras se centran en artes de pesca y marisqueo mecanizadas tales como dragas de arrastre o de aspiración hidráulica (Hall-Spencer 1995, BIOMAERL Team 1999, Hall-Spencer & Moore 2000, Bordehore *et al.* 2003,

Hauton *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2003). Hall-Spencer *et al.* (2003) destacaron los efectos negativos de las dragas de arrastre frente a la concepción teórica que encontraban beneficiosas este tipo de prácticas ya que favorecían la dispersión del maërl y la colonización de nuevas áreas. Estos mismos autores indicaron que la regulación del número de dragas de arrastre por embarcación podría ser clave para evitar la devastación de los fondos de maërl. En la Bretaña francesa, con limitación de una draga por embarcación, no se observaron cambios sustanciales a largo plazo (>40 años) en algunos bancos de maërl. La ausencia de estudios sobre el efecto del marisqueo artesanal en los fondos de maërl europeos se debe probablemente a su baja repercusión frente a otras artes de pesca y marisqueo de arrastre, o por encontrarse estos fondos de maërl a gran profundidad como sucede en el Mediterráneo (> 20 m). En Galicia, la ausencia de estudios acerca del impacto del marisqueo artesanal sobre el maërl puede ser debida al gran desarrollo que presenta la acuicultura del mejillón, cuyas características favorecen la viabilidad de estudios dada su localización estable en áreas concretas de las rías. Asimismo, los efectos producidos por la acuicultura sobre los fondos marinos presentan diversos niveles de estudio además del biológico (geológico, químico, etc- Otero 2001, 2005, 2006, 2009, Vilas *et al.* 2005). Por otra parte, la consideración general que se tiene de los fondos de maërl como un sustrato marino inorgánico y no como un hábitat biogénico, así como el escaso conocimiento del papel que pueden estar jugando los fondos de maërl gallegos como stocks naturales de especies de interés comercial, tal como ocurre en otras regiones europeas con la vieira y volandeira (Hall-Spencer *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2004a,b), pudo contribuir a que no se hayan llevado a cabo este tipo de estudios. Para conocer en detalle su efecto real en los fondos de maërl de Galicia sería necesario plantear estudios específicos sobre determinadas artes de arrastre empleadas en las rías gallegas, particularmente del marisqueo a flote dado el elevado número de embarcaciones que ejercen esta actividad. Esta información aparece incluida en la descripción de las áreas de interés seleccionadas del presente capítulo de tesis doctoral.

D.- Protección de los fondos de maërl de Galicia y áreas a considerar en futuros planes de conservación.

Si se compara la distribución obtenida para los fondos de maërl de Galicia con la distribución de los 18 espacios naturales que contempla la Red Natura 2000 a lo largo de 278 km² del litoral gallego (Ministerio de Medio Ambiente 2008), únicamente albergan fondos de maërl el territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas (Archipiélago de Sálvora -Ría de Arousa-, Archipiélago de Ons -Ría de Pontevedra- y Archipiélago de Cíes -Ría de Vigo-) y 2 *Lugares de Importancia Comunitaria* (LICs Costa Ártabra en la Ría de Ferrol y Complejo Ons-Grove distribuido por las rías de Arousa y Pontevedra). Hay que destacar que en la Ría de Muros-Noia y en la Ría de Aldán (englobada en la Ría de Pontevedra) no se ha registrado ningún espacio natural con fondos de maërl. Del total de bancos de maërl localizados en Galicia (111), 23 se encuentran dentro de estas áreas de protección y cuentan con una extensión de 6 km² (Tab. 4, Peña & Bárbara 2009), lo cual representa el 21% del total de bancos de maërl gallegos y el 28% de la extensión total de los fondos de maërl en Galicia. El 56% de estos fondos de maërl protegidos (3.36 km²) están situados mayoritariamente en la parte del territorio del LIC Complejo Ons-Grove perteneciente a la Ría de Arousa. En este área, los fondos de maërl abarcan un rango de profundidad muy amplio (1-41 m, Tab. 4), llegándose a encontrar incluso en aguas someras y zonas de transición entre fondos de maërl y praderas de la fanerógama *Zostera marina*. A pesar de que estudios anteriores (Koldijk 1968, Mora 1980, Bárbara *et al.* 2004) aportan datos de la presencia de fondos de maërl dentro de este LIC, no se ha hecho ninguna referencia al respecto en la propuesta previa al plan de ordenación de los recursos naturales de este espacio natural (Xunta de Galicia 2002b). El territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas también alberga una extensión considerable de fondos de maërl (2.63 km², Tab. 4) y éstos, además, aparecen expresamente citados (Ministerio de Medio Ambiente 2005). Los fondos de maërl de este espacio natural han sido objeto de estudio de una publicación relacionada con la presente tesis doctoral (Peña & Bárbara 2006a), en la cual la extensión de fondos de maërl aparece sobreestimada por las razones explicadas en el capítulo de distribución de fondos de maërl de la presente tesis doctoral. En función de los datos de extensión (Tab. 4), el espacio natural Complejo Ons-O Grove registra una mayor extensión de fondos de maërl seguido del Parque Nacional Islas Atlánticas (3.36 km² vs 2.63 km²), así como un mayor porcentaje de fondos de maërl de alta cobertura (2.40 km² con 76-100% de maërl).

Tabla 4. Extensión de los fondos de maërl e intervalo de profundidad dentro de los espacios naturales de Galicia (Costa Ártabra, Complexo Ons-Grove y Parque Nacional Islas Atlánticas) y su reparto según clases de cobertura (1-25%, 26-50%, 51-75% y 76-100%).

Cobertura de maërl (%)	Red Natura 2000		Parque Nacional Islas Atlánticas			Área total (km ²) / prof (m)
	Costa Ártabra Área (km ²) / prof (m)	Complexo Ons-Grove. Área (km ²) / prof (m)	Archipiélago de Sálvora. Área (km ²) / prof (m)	Archipiélago de Ons. Área (km ²) / prof (m)	Archipiélago de Cíes. Área (km ²) / prof (m)	
1-25	0.01/8	0.70/2-41	0.45/3-13	0.47/11-27	0.48/7-26	2.11/2-41
26-50	-	0.19/3	-	0.02/14	0.14/8-23	0.35/3-23
51-75	-	0.07/1-13	0.17/7-9	0.03/10	0.10/8-20	0.37/1-20
76-100	-	2.40/3-26	0.55/4-12	0.05/13-16	0.17/9-15	3.17/3-26
Total	0.01/8	3.36/1-41	1.17/3-13	0.57/10-27	0.89/7-26	6/1-41

Además, ambos espacios naturales presentan grandes extensiones de maërl en las que se encuentra una elevada ratio de maërl vivo/muerto (Tab. 5), especialmente el archipiélago de Sálvora en el Parque Nacional Islas Atlánticas (0.79 km² de la ratio maërl vivo/muerto 76-100%) seguido del espacio natural Complexo Ons-O Grove (0.50 km²). Con respecto a los fondos de maërl de la de Ría de Ferrol, englobados en el espacio natural Costa Ártabra, la extensión de maërl en este territorio protegido es muy escasa y con baja cobertura de maërl y ratio de maërl vivo, sin embargo su interés radica en que son las poblaciones situadas más al norte en Galicia y las más alejadas del resto de poblaciones de la Rías Baixas.







Tabla 5. Área ocupada e intervalo de profundidad de la ratio de maërl vivo/muerto dentro de los espacios naturales (Costa Ártabra, Complexo Ons-Grove y Parque Nacional Islas Atlánticas) de Galicia. La ratio de maërl vivo/muerto se ha dividido en cinco clases (0% maërl vivo, 1-25% maërl vivo, 26-50% maërl vivo, 51-75% maërl vivo y 76-100% maërl vivo).

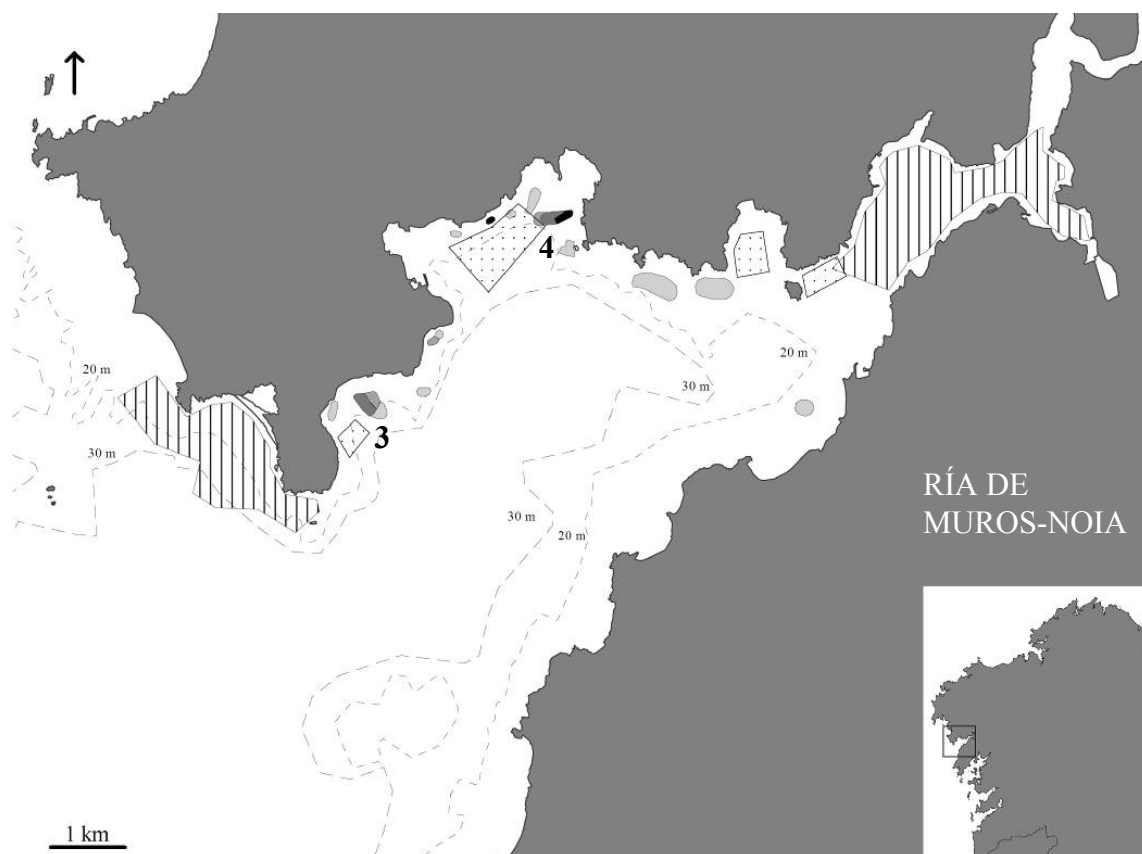
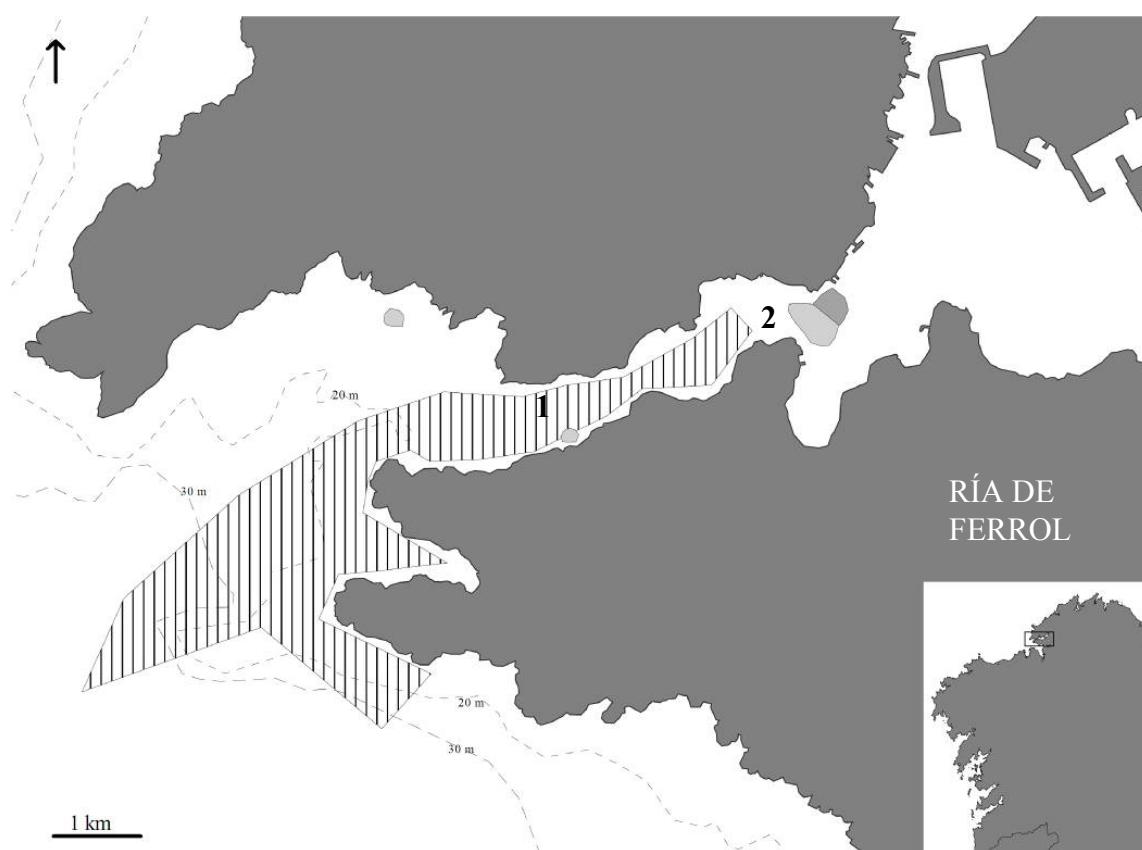
Ratio maërl vivo/muerto (%)	Red Natura 2000		Parque Nacional Islas Atlánticas			Área total (km ²) / prof. (m)
	Costa Ártabra Área (km ²) / prof. (m)	Complexo Ons-Grove. Área (km ²) / prof. (m)	Archipiélago de Sálvora. Área (km ²) / prof. (m)	Archipiélago de Ons. Área (km ²) / prof. (m)	Archipiélago de Cíes. Área (km ²) / prof. (m)	
0	-	-	-	0.01/27	0.01/7	0.02/7-27
1-25	-	0.24/14	-	-	0.13/10-23	0.37/10-23
26-50	0.01/8	2.11/2-6	0.38/3-13	0.32/10-24	0.37/8-26	3.19/2-26
51-75	-	0.51/1-13	-	0.04/14	0.13/9	0.68/1-14
76-100	-	0.50/3-41	0.79/4-12	0.20/13-26	0.25/8-19	1.74/3-41
Total	0.01/8	3.36/1-41	1.17/3-13	0.57/10-27	0.89/7-26	6/1-41

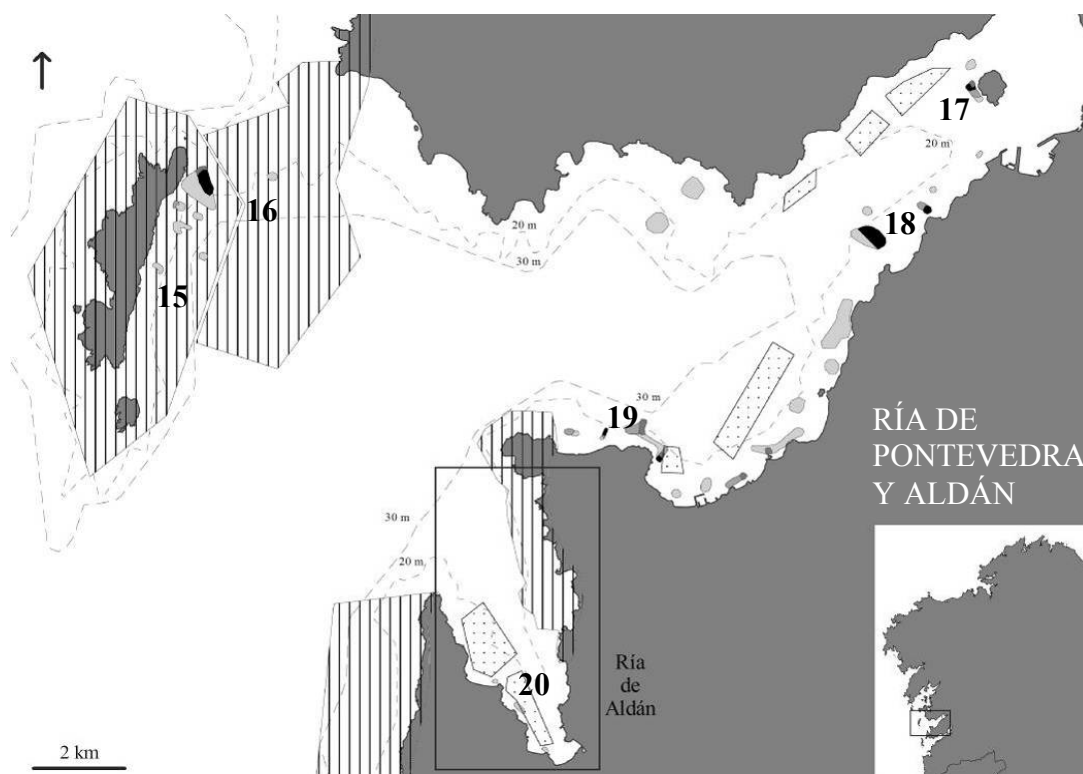
Recapitulando, los únicos espacios naturales de las rías gallegas que albergan fondos de maërl son 2 LICs (Costa Ártabra y Complexo Ons-O Grove) y el Parque Nacional Islas Atlánticas. En ellos está representado el 21% del total de bancos de maërl gallegos, que ocupan el 28% de la extensión total de maërl de Galicia. Además de la escasez de fondos de maërl comprendidos

dentro de los territorios marítimos de espacios naturales gallegos, hay que señalar que en algunas rías como la Ría de Muros-Noia no existe ningún fondo de maërl contemplado en este tipo de áreas de especial importancia biológica. Respecto a las rías de Pontevedra y Vigo, únicamente los fondos de maërl fuera del entorno de las rías y localizados en los archipiélagos de Ons y Cíes (Parque Nacional Islas Atlánticas) pueden optar a ser incluidos en planes actuales de protección y ordenación de recursos naturales. La baja representatividad de los fondos de maërl en los espacios naturales gallegos indican la poca atención que han tenido estos hábitats marinos a la hora de acotar áreas de protección, muchas de ellas enfocadas hacia el medio terrestre y litoral. Asimismo, este problema deriva del escaso conocimiento de nuestro propio medio marino submareal y su diversidad biológica.












Acorde a los objetivos de la presente tesis doctoral y con el fin de sintetizar información de utilidad para realizar una planificación más correcta de los recursos naturales, se han seleccionado diversos fondos de maërl, para designarlos como nuevas áreas de maërl susceptibles de ser incluidas en zonas de protección (Peña & Bárbara 2009). A continuación se presentan 25 fichas técnicas de los fondos de maërl incluidos en los espacios marinos protegidos de Galicia y en las nuevas zonas seleccionadas por su interés y singularidad. En cada ficha se destacan las principales características: extensión, intervalo de profundidad, cobertura de maërl, ratio de maërl vivo/muerto, máximo espesor de la capa viva del maërl, especies formadoras de maërl, tamaño medio del maërl, singularidad de la zona, flora asociada y especies alóctonas observadas, estado actual de protección, interés marisquero y amenazas potenciales detectadas en las mismas. Los criterios empleados están basados en los propuestos por Hall-Spencer *et al.* (2003) para la selección de fondos de maërl a proteger en el Reino Unido y en la Bretaña francesa. Las áreas han sido enumeradas de norte a sur de Galicia, desde la Ría de Ferrol hasta la Ría de Vigo, tal como se indica en los siguientes mapas. Los nombres empleados para designar las áreas han sido tomadas de las cartas náuticas publicadas por el Instituto Hidrográfico de la Marina Española.

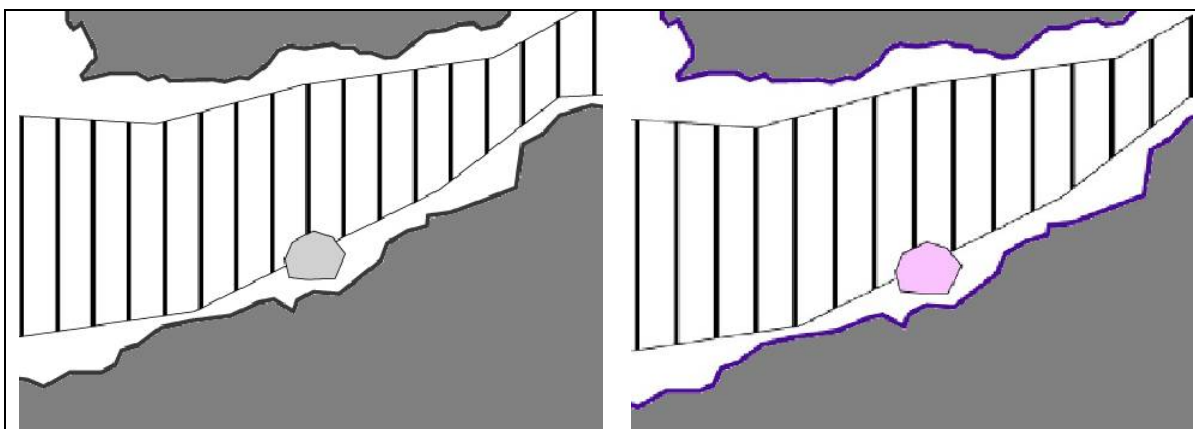
Cobertura de maërl (%)	
	76-100%
	51-75%
	26-50%
	1-25%
	Área potencial destinada a acuicultura.
	Territorio marítimo y litoral protegido.







Cobertura de maërl (%)		Ratio de maërl vivo/muerto (%)	
	76-100%		76-100%
	51-75%		51-75%
	26-50%		26-50%
	1-25%		1-25%
	Área potencial destinada a acuicultura.		0%
	Territorio marítimo y litoral protegido.		



Zona 1. Punta de San Martín (Ría de Ferrol).

Extensión: 0.01 km² en una sola población.

Profundidad: 8 m.

Cobertura de maërl: 1-25% maërl mixto con cascajo y guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 26-50% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados).

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: No disponible.

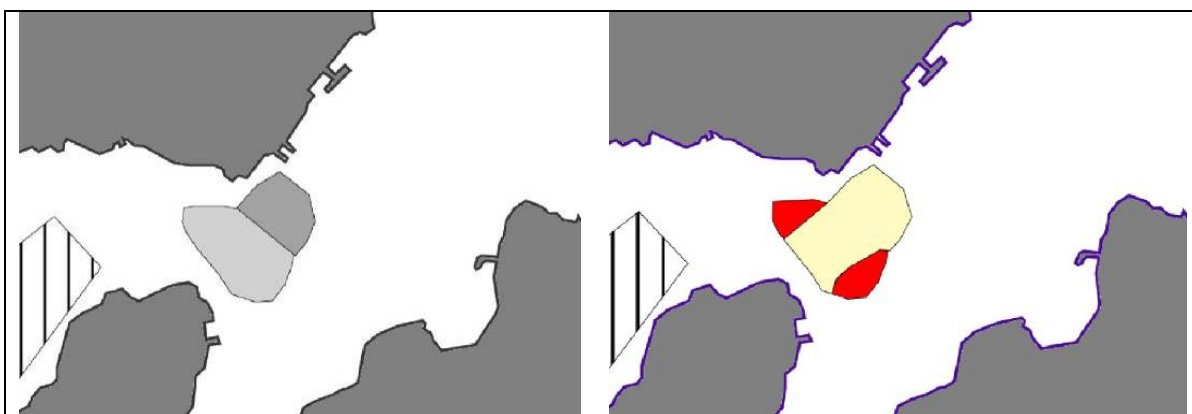
Sigularidad y flora asociada: Se trata de la población ubicada más al norte en Galicia y la más alejada del resto de las poblaciones de las Rías Baixas. Presenta especies de interés corológico como el hallazgo de la primera cita de *Contarinia peyssonneliaeformis* para el Océano Atlántico (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Aglaozonia parvula stadium*, *Brongniartella byssoides*, *Bryopsis hypnoides*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Cryptopleura ramosa*, *Erythroglossum laciniatum*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pterosiphonia complanata*, *P. parasitica*, *Pterothamnion plumula*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulvaria obscura*, etc).

Estado actual de protección: Parcialmente incluido dentro del LIC Costa Ártabra (Ría de Ferrol).

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*. Inclusión dentro del banco marisquero infralitoral Ría de Ferrol.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia* y *Heterosiphonia japonica*.
- Posible alteración del hábitat debido al impacto mecánico por trabajos de dragado de la ría para mantenimiento del calado, colmatación por sedimentos, alteración por cambios de la dinámica litoral debido a la construcción de infraestructuras portuarias.



Zona 2. Punta del Vispón-Punta Redonda (Ría de Ferrol).

Extensión: 0.14 km².

Profundidad: 11-13 m.

Cobertura de maërl: 1-50% maërl mixto con cascajo, arena y fango.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: Área central con 1-5% de maërl vivo y dos áreas laterales de 90-100% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 1 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.56±0.45 cm.

Sigularidad de la zona y flora asociada: Se trata del fondo de maërl más extenso de los pocos registrados en las Rías Altas de Galicia. A pesar de no presentar una gran cobertura de maërl, es el que presenta el mayor índice de las Rías Altas. Aparece citado en Urgorri *et al.* (1992). Presenta especies de interés corológico como el hallazgo de la primera cita de *Contarinia peyssonneliaeformis* para el Océano Atlántico (Peña & Bárbara 2010a) y el registro de *Gloiocladia repens* en fondos de maërl y cascajo. Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Callophyllis laciniata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Erythroglossum laciniatum*, *Gracilaria multipartita*, *Peyssonnelia dubyi*, *Stenogramme interrupta*, etc.

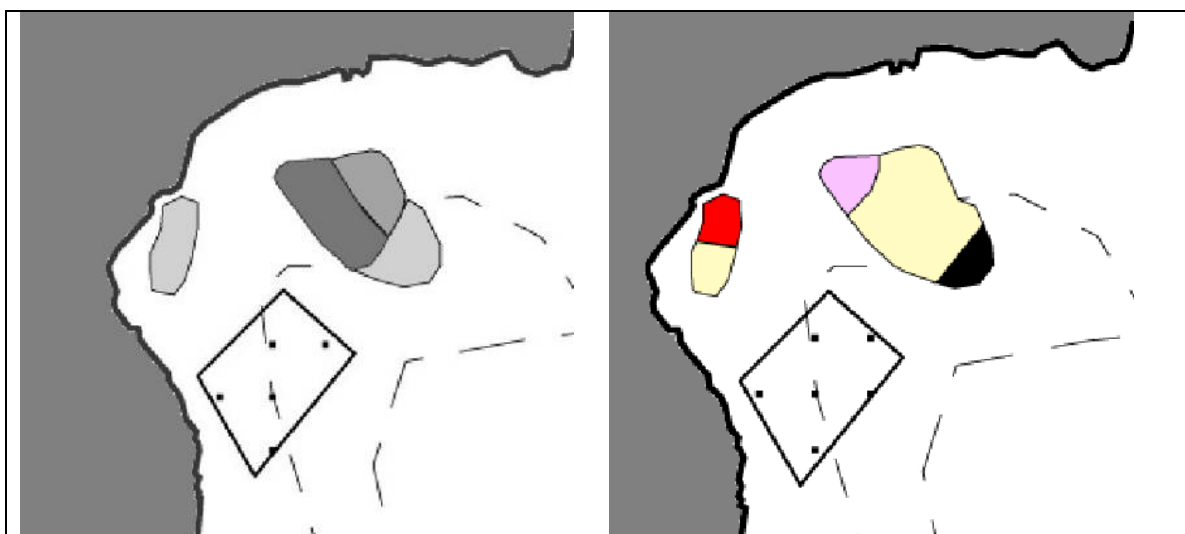
Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus* y *Venerupis senegalensis*. Localización aproximada del banco marisquero infralitoral O Vispón. Inclusión dentro del banco marisquero infralitoral Ría de Ferrol.

Principales amenazas:

-Posible alteración del hábitat debido al impacto mecánico por trabajos de dragado de la ría para mantenimiento del calado, colmatación por sedimentos, alteración por cambios de la dinámica litoral debido a la construcción de infraestructuras portuarias.





Zona 3. Ensenada de San Francisco (Ría de Muros-Noia).

Extensión: 0.33 km² distribuidos en 2 bancos.

Profundidad: 5-32 m

Cobertura de maërl: 1-70% maërl mixto con cascajo, arena y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 5-95% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados).

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.66 ± 0.56 cm.

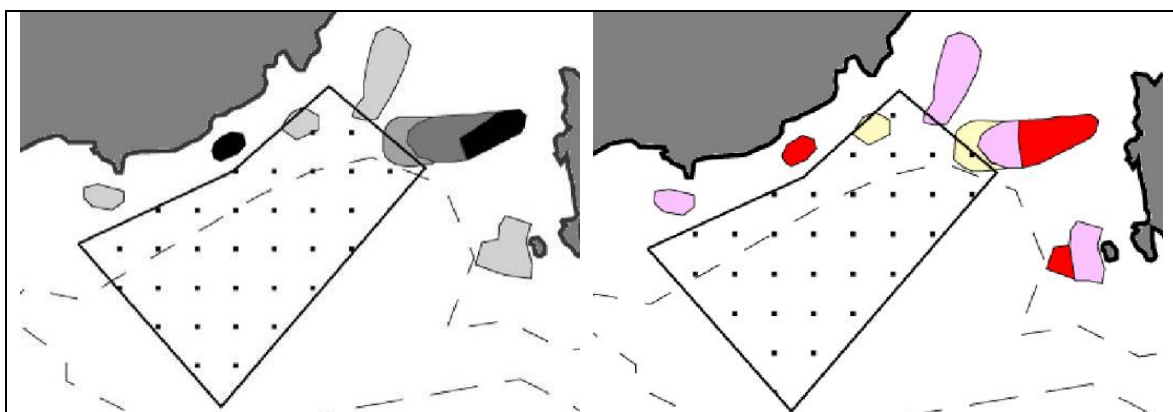
Singularidad de la zona y flora asociada: Situada en la parte más externa de la ría hasta 32 m de profundidad, presenta un menor índice de cobertura que la de Ensenada de Bornalle. Algún banco aparece citado en Otero-Schmitt (1993) y Otero-Schmitt & Pérez-Cirera (2002). Se encuentran especies de interés corológico *Peyssonnelia harveyana*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* que han sido nuevas citas para Galicia (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Aglaozonia parvula stadium*, *Callophyllis laciniata*, *Chondria coerulescens*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *Polyneura bonnemaisoni*, *Polysiphonia elongata*, *Pterosiphonia complanata*, *P. parasitica*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Spermothamnion repens* y *Stenogramme interrupta*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Venerupis rhomboideus*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Chamelea striatula*. Proximidad del banco marisquero infralitoral Ensenada de San Francisco.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida* y *Heterosiphonia japonica*.
- Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo en caso de incrementarse la extensión del polígono de acuicultura colindante.
- Posible interacción con el banco marisquero Ensenada de San Francisco de varias especies de moluscos bivalvos (*Venerupis rhomboideus*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*) explotados por la cofradía de Muros mediante marisqueo a flote.
- Posible interacción con el arte de pesca mixta cerco-arrastre boliche.
- Posible impacto por fondeo de embarcaciones.



Zona 4. Ensenada de Bornalle-Isla de Santa Catalina (Ría de Muros-Noia).

Extensión: 0.40 km² distribuidos en 6 bancos.

Profundidad: 6-20 m. Presencia ocasional de ripples.

Cobertura de maërl: 5-95% maërl mixto con cascajo, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 5-90% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 10 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.76± 0.5 - 2.54± 0.61 cm.

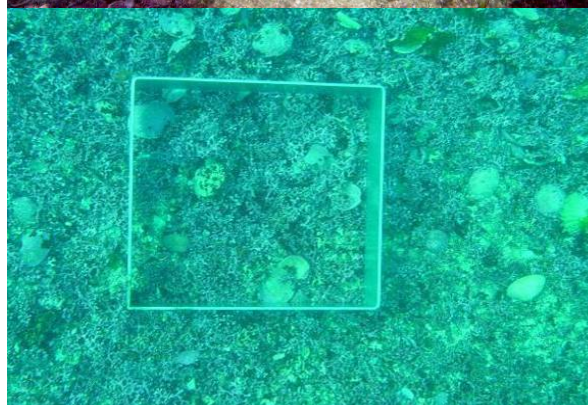
Singularidad y flora asociada: de la zona: Algunos de estos bancos presentan el mayor índice de cobertura de maërl registrado en esta Ría de Muros-Noia, en la cual no existe ningún tipo de área de maërl protegida. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Petroderma maculiforme*, *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Aglaozonia parvula stadium*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Bryopsis plumosa*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Chondria coerulescens*, *C. dasyphylla*, *Cryptopleura ramosa*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *Halarachnion ligulatum*, *Kallymenia reniformis*, *Peyssonnelia dubyi*, *Plocamium cartilagineum*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta* y *Tiffaniella capitata*.

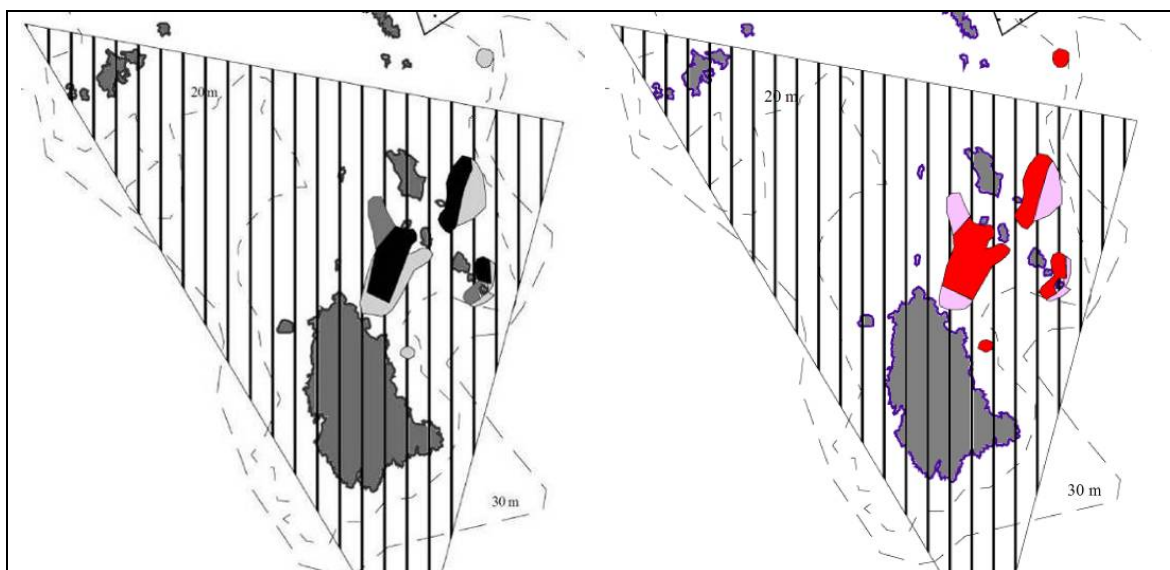
Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Venerupis rhomboideus*, *V. senegalensis*, *V. aurea*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*, *Spisula solida*, *Chamelea striatula*, *Glycimeris glycimeris* y *Ensis ensis*. Proximidad de los bancos marisqueros infralitorales A Fos y O Salto. Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia* y *Heterosiphonia japonica*.
- Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a los polígonos de bateas de mejillón situados en sus proximidades.
- Posible interacción con el plan de explotación de bancos marisqueros de moluscos bivalvos de la cofradía de Muros (Praia da Virxe y Praia de Abelleira). Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro y raño, flota con 57 embarcaciones, 70 días máximo de explotación (enero a marzo) de 7 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aurea*, *Ruditapes decussatus*, *Spisula solida*, *Cerastoderma edule* y *Venus verrucosa*).
- Posible interacción con el arte de pesca mixta cerco-arrastre boliche.





Zona 5. Archipiélago de Sálvora (Ría de Arousa).

Extensión: 1.17 km² distribuidos en varios bancos.

Profundidad: 3-13 m. Presencia de megaripples.

Cobertura de maërl: 1-100% maërl mixto con cascajo y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 1-100% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 20 cm.

Especies formadoras de maërl: *Phymatolithon calcareum*, *Lithothamnion corallioides* (Peña & Bárbara 2004) y rodolitos de *Lithophyllum incrustans*.

Tamaño medio del maërl: 1.80±0.31 - 2.21±0.54 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Reúne varios bancos de maërl someros de alta cobertura de maërl y elevado ratio de maërl vivo. Riqueza específica elevada con especies características de fondos de maërl y cascajo de Galicia (aproximadamente 102 especies asociadas, Peña & Bárbara 2006a). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme*, *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a) y *Calosiphonia vermicularis*. Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Apoglossum ruscifolium*, *Asperococcus ensiformis*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Bryopsis plumosa*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Ceramium callipterum*, *Chaetomorpha aerea*, *Chondracanthus acicularis*, *Chondria coerulescens*, *C. scintillans*, *Chondracanthus teedei* var. *lusitanicum*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Derbesia tenuissima*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Herposiphonia secunda*, *Hypnea musciformis*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Ophidocladus simpliciusculus*, *Peyssonnelia dubyi*, *Plocamium cartilagineum*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia complanata*, *P. parasitica*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia furcellata*, *Scytosiphon lomentaria*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata* y *Ulva rigida*.

Estado actual de protección: Contemplado en el territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas.

Interés marisqueero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *V. senegalensis*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*. Proximidad de los bancos marisqueeros infralitorales Vionta-Noro y Praia dos Bois.

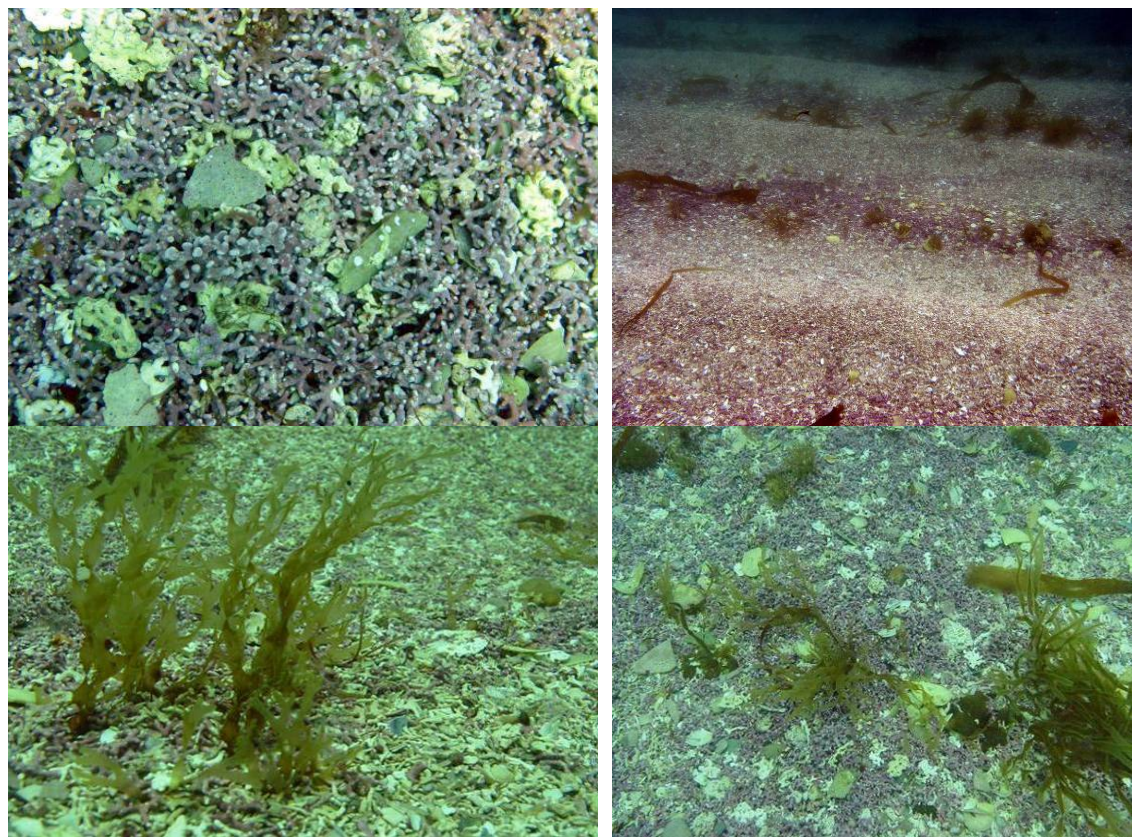
Principales amenazas:

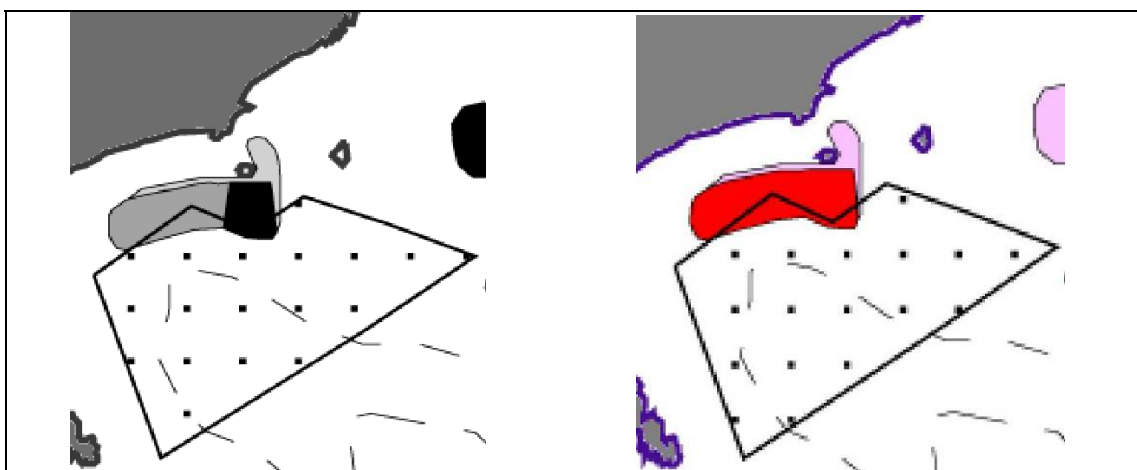
-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Codium fragile* subsp. *fragile*, *Colpomenia peregrina*, *Sargassum muticum*, *Trailliella intricata stadium* y *Heterosiphonia japonica* (Peña & Bárbara 2006a).

-Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*) realizado en la zona I del banco infralitoral que ocupa la mayor parte del fondo de la Ría de Arousa.

-Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de la cofradía de Aguiño (Zona B Sálvora). Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo con rastro, flota con 110 embarcaciones, período máximo de 185 días (de enero a diciembre), con explotación de 4 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*). También interacciona con dos planes de explotación de navaja (*Ensis arcuatus*) y longueirón (*Ensis siliqua*) de esta misma cofradía con la de Ribeira (Zona B Sálvora) mediante buceo (apnea y suministro de aire desde embarcación), 68 buceadores, 42 embarcaciones, período máximo de 153 días (de enero a diciembre). Períodos de limpieza y arado del fondo (de enero a diciembre).

-Posible impacto por fondeo de embarcaciones de recreo.





Zona 6. Playa de Carreira-Punta del Castro.

Extensión: 0.26 km²

Profundidad: 5-13 m.

Cobertura de maërl: 10-80% maërl mixto con cascajo y guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 50-95% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados).

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 2.24±0.37 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Presenta un banco extenso con áreas de elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Aparece citada en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chondria scintillans*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halurus flosculosus*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Peyssonnelia dubyi*, *Plocamium cartilagineum*, *Pterocladella capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. parasitica*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Spermothamnion repens*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

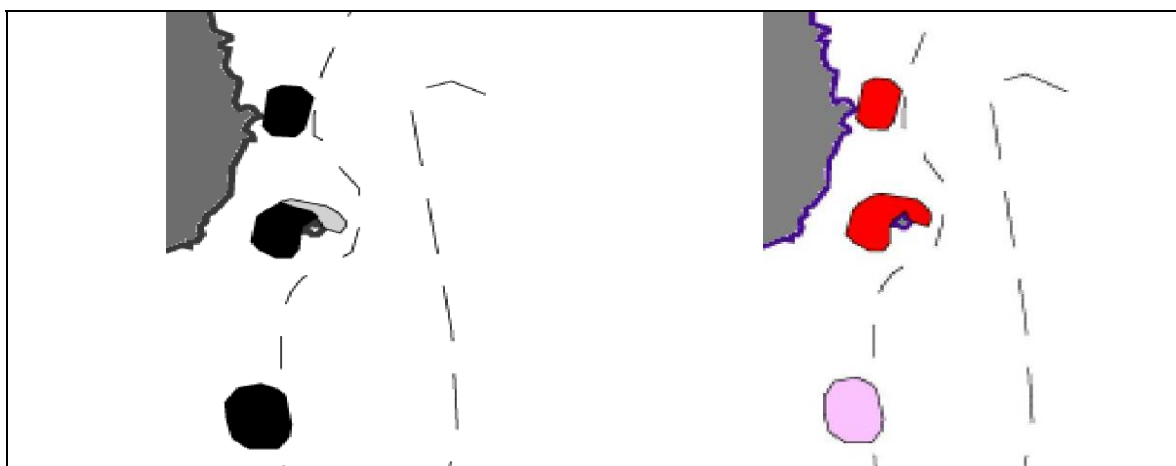
Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *V. senegalensis*, *V. aurea*, *Dosinia exoleta*, *Spisula solida* y *Chamelea striatula*. Proximidad del banco marisquero infralitoral O Castro. Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Colpomenia peregrina* y *Heterosiphonia japonica*.

-Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a los polígonos de bateas de mejillón situados en sus proximidades.

-Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de la cofradía de Aguiño (Zona A, Carreiro). Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo rastro de ameixa, flota con 110 embarcaciones, período máximo 185 días (de enero a diciembre), explotación de 4 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*). También puede existir interacción con el plan de explotación de navaja de esta misma cofradía (Zona A, Carreiro) mediante buceo (apnea y suministro de aire desde embarcación), 36 buceadores, 19 embarcaciones, período máximo de 110 días. Períodos de limpieza y arado del fondo (durante 4 meses).



Zona 7. Sinal del Castro-Punta Touro (Ría de Arousa).

Extensión: 0.22 km² distribuidos en 3 bancos.

Profundidad: 10-13 m.

Cobertura de maërl: 5-99% maërl mixto con cascajo.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 50-99% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados).

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.66±0.22 - 2.20±0.63cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Presenta varios bancos que se extienden hasta 22 m de profundidad, con elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Algunos bancos aparecen citados en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Anotrichium furcellatum*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Champia parvula*, *Chondria coerulescens*, *C. scintillans*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halurus flosculus*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Lomentaria clavellosa*, *Peyssonnelia dubyi*, *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia elongata*, *P. stricta*, *Pterosiphonia parasitica*, *P. pennata*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodymenia pseudopalmata*, *Scinaia furcellata*, *S. interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion sphaericum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta* y *Ulvaria obscura*.

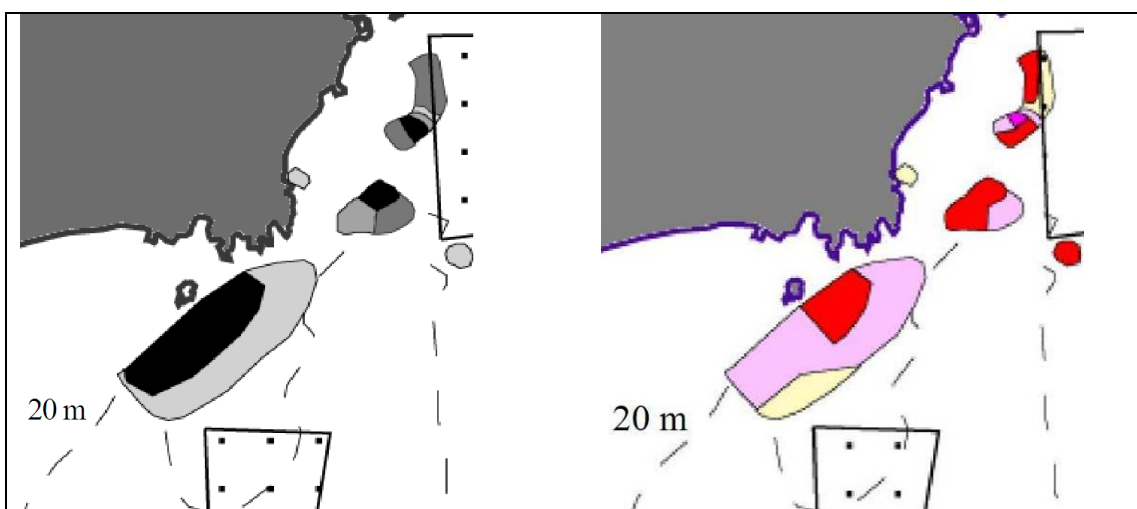
Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisqueero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *V. senegalensis*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Colpomenia peregrina* y *Heterosiphonia japonica*.

-Posible interacción con dos bancos marisqueeros (banco de Bolos y banco Airó Chico) de varios moluscos bivalvos (*Venerupis pullastra*, *Dosinia exoleta*) de la cofradía de Ribeira explotados mediante marisqueo a flote.



Zona 8. Islote Coroso-Ensenada de Palmeira (Ría de Arousa).

Extensión: 0.54 km² distribuidos en 5 bancos.

Profundidad: 2-22 m.

Cobertura de maërl: 5-99% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 5-100% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 10 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 2.06±0.38 - 2.81±0.55 cm.

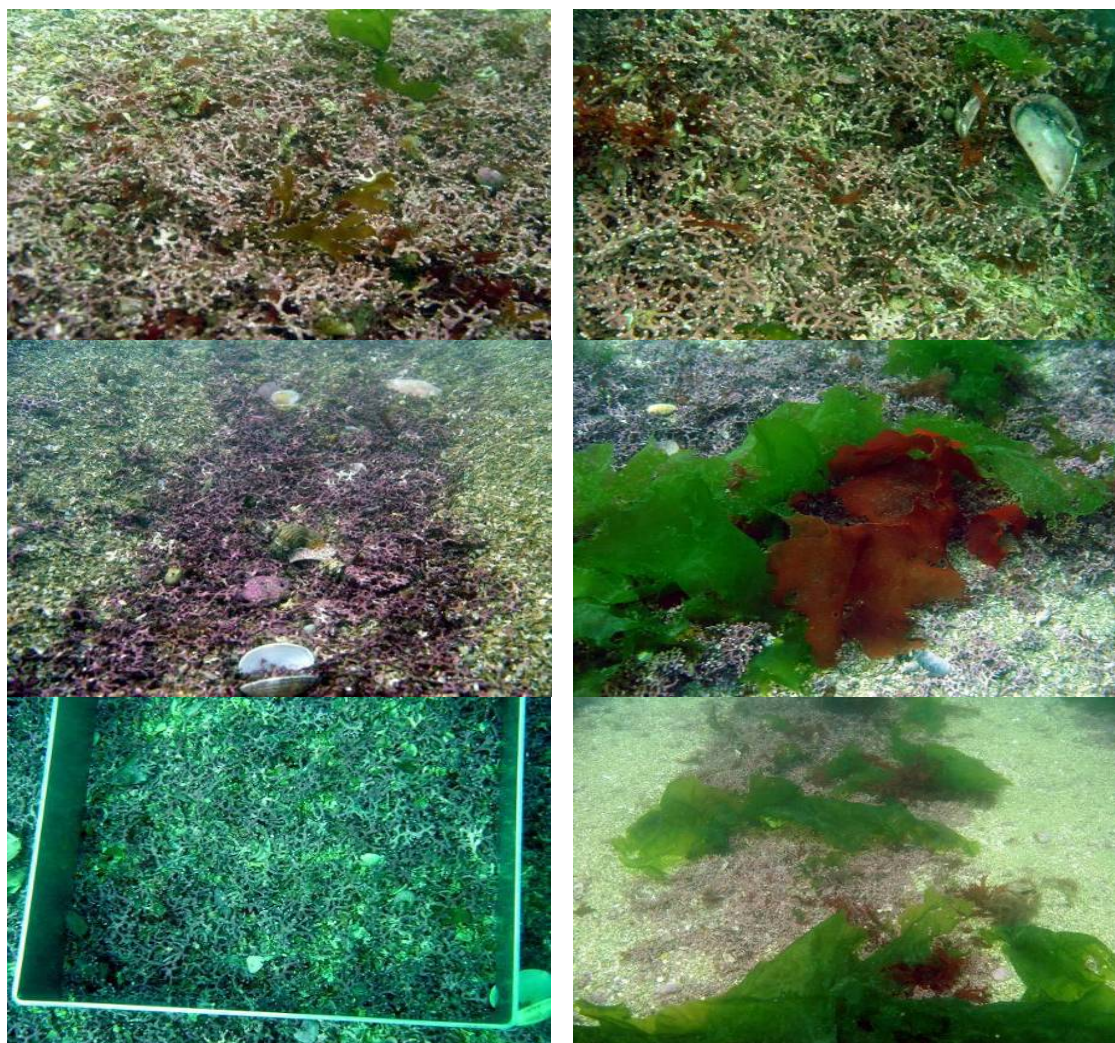
Singularidad de la zona y flora asociada y flora asociada: Presenta varios bancos que se extienden hasta 22 m de profundidad, con elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Algunos bancos aparecen citados en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Aglaozonia parvula stadium*, *Aglaothamnion tenuissimum*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Brogniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Champia parvula*, *Chondria dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora pellucida*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *Griffithsia schousboei*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Halymenia latifolia*, *Haraldiophyllum bonnemaisonii*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Kallymenia reniformis*, *Lomentaria clavellosa*, *Myriogramme minuta*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Polysiphonia elongata*, *P. stricta*, *Pterocladella capillacea*, *Pterosiphonia parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Scinia furcellata*, *Spermothamnion repens*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata* y *Ulva rigida*.

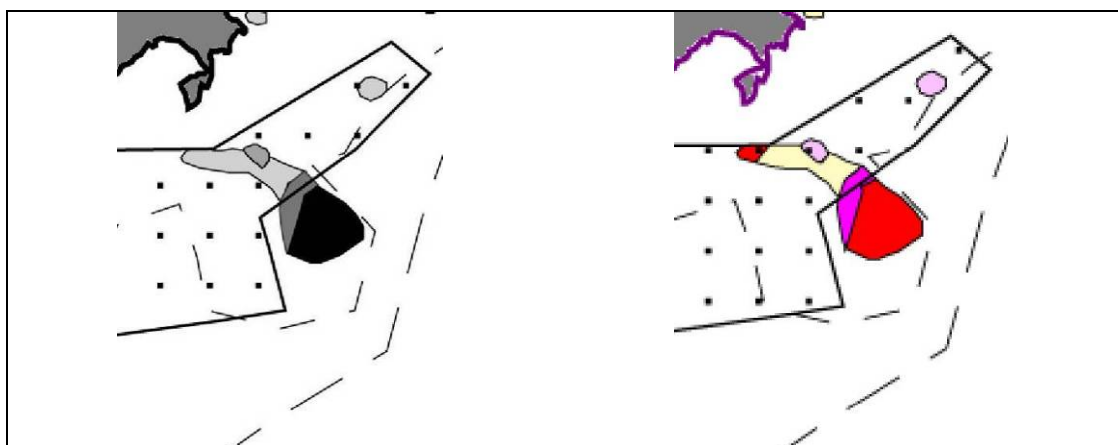
Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *V. senegalensis*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*, *Chamelea striatula*, *Glycimeris glycimeris* y *Ensis ensis*. Proximidad de los bancos marisqueros infralitorales Coroso, Aguiuncho, Insuela y Cabras. Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Antithamnionella spirographidis*, *A. ternifolia*, *Undaria pinnatifida* y *Heterosiphonia japonica*.
- Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a los polígonos de bateas de mejillón situados en sus proximidades.
- Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*) realizado en la zona II del banco infralitoral que ocupa la mayor parte del fondo de la Ría de Arousa.
- Posible interacción con los planes de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de Ribeira y Palmeira. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro y raño, flota con 198 embarcaciones, período máximo de 297 días (de enero a diciembre), de explotación de 7 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *Venus verrucosa*, *Cerastoderma edule* y *Dosinia exoleta*). También posible interacción con el área del plan de explotación específico de navaja (*Ensis arcuatus*) y longueirón (*Ensis siliqua*) de la cofradía de Ribeira y Palmeira mediante buceo (apnea y suministro de aire desde embarcación) de 38 buceadores, 26 embarcaciones, período máximo de 110 días (durante 10 meses). Períodos de rareo, limpieza y arado del fondo, y depredadores (de enero a diciembre).
- Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.





Zona 9. Sinal del Maño (Ría de Arousa).

Extensión: 0.27 km².

Profundidad: 6-18 m.

Cobertura de maërl: 5-95% maërl mixto con cascajo, arena y fango.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 15-95% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 1 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 2.05±0.49 - 2.83±0.43 cm.

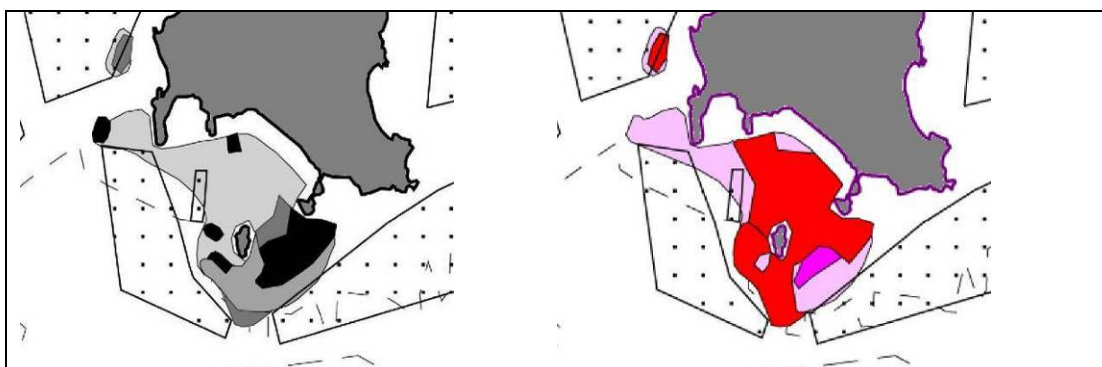
Singularidad de la zona y flora asociada y flora asociada: Presenta un banco extenso que se extiende hasta 18 m de profundidad con elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Algunos bancos aparecen citados en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia harveyana* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Anotrichium furcellatum*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *B. clavata*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Ceramium callipterum*, *Champia parvula*, *Chondria coerulescens*, *C. dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora pellucida*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halurus flosculosus*, *Halymenia latifolia*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Lomentaria clavellosa*, *Monosporus pedicellatus*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *P. flexuosum*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisoni*, *Polysiphonia stricta*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *Pterothamnion crispum*, *P. plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta* y *Ulva rigida*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*. Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Undaria pinnatifida* y *Heterosiphonia japonica*.
- Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a la cercanía de un polígono de bateas de mejillón (que limita con parte del banco más extenso).
- Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*) realizado en la zona II del banco infralitoral que ocupa la mayor parte del fondo de la Ría de Arousa.
- Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.



Zona 10. Isla Benencia (Ría de Arousa).

Extensión: 2.15 km².

Profundidad: desde el intermareal inferior hasta 18 m.

Cobertura de maërl: 1-95% maërl mixto con cascajo y arena.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 1-95% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 15 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum* junto con *Lithothamnion corallioides* y *Mesophyllum sphaericum*.

Tamaño medio del maërl: 2.16±0.29 - 7.05±1.90 cm.

Singularidad del banco y flora asociada: Único registro en Europa de la especie formadora de maërl *Mesophyllum sphaericum* (nueva especie para la ciencia, Peña *et al.* 2009b). Gran extensión del banco de maërl hasta el intermareal inferior y con la presencia de una playa de maërl única en la Península Ibérica (Peña & Bárbara 2008b). Aparece citado en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Riqueza específica elevada con especies características de fondos de maërl y cascajo de Galicia (aproximadamente 137 especies asociadas registradas, Peña & Bárbara 2008b, 2010b). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *A. tenuissimum*, *Antithamnion cruciatum*, *A. villosum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Asperococcus bullosus*, *Boergesenella fruticulosa*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *B. clavata*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Ceramium callipterum*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *Chondria capillaris*, *C. coerulescens*, *C. dasyphylla*, *Chondracanthus teedei*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira usneoides*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyota dichotoma*, *Drachiella spectabilis*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Haraldiophyllum bonnemaisonii*, *Herposiphonia secunda*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laurencia pyramidalis*, *Liebmannia levellei*, *Microcladia glandulosa*, *Monosporus pedicellatus*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *P. flexuosum*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia furcellata*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus* (observaciones propias), *Venerupis senegalensis*, *V. aurea* y *Dosinia exoleta*. Proximidad del banco marisquero infralitoral Crego-Retorta. Cultivo de mejillón en batea.

Estado actual de protección: Ninguno.

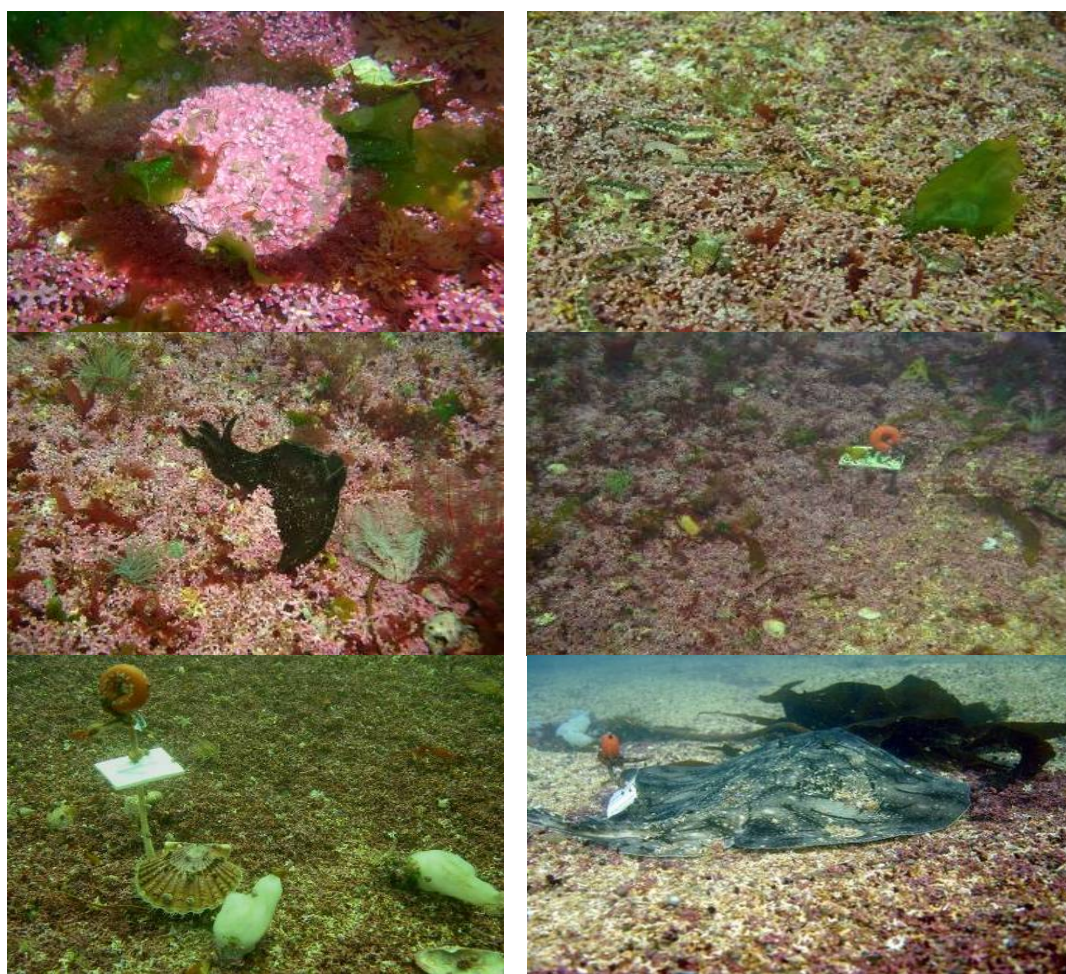
Principales amenazas:

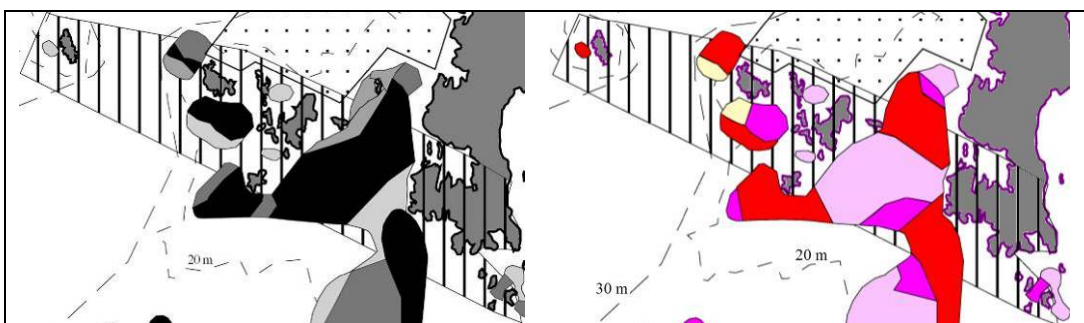
-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella spirographidis*, *A. ternifolia*, *Chrysomenia wrightii*, *Colpomenia peregrina*, *Dasya sessilis*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica*, *Neosiphonia harveyi*, *Sargasum muticum*, *Trailiella intricata stadium* y, *Undaria pinnatifida* (Peña & Bárbara 2006b, 2008b, Bárbara et al. 2008).

-Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a los polígonos de bateas de mejillón situados en sus proximidades.

-Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de la cofradía de Cabo Cruz. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro de vara y rastro de berberecho, flota con 82 embarcaciones, período máximo de 192 días (durante 9 meses), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. decussata*, *V. aureus*, *Ruditapes philippinarum*, *Venus verrucosa*, *Cerastoderma edule* y *Dosinia exoleta*). Períodos de rareo y arado del fondo (durante 4 meses).

-Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.





Zona 11. Isla Rúa-Xidoiros-Islote Galiñeiro (Ría de Arousa).

Extensión: 3.33 km² distribuidos en varios bancos.

Profundidad: 1-41 m.

Cobertura de maërl: 5-100% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 5-100% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 15 cm.

Especies formadoras de maërl: *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* (Peña & Bárbara 2004).

Tamaño medio del maërl: 1.60±0.39 - 2.54±0.50 cm.

Singularidad del área y flora asociada: Algunos bancos de maërl aparecen citados en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Riqueza específica elevada (aproximadamente 145 especies asociadas registradas) incluyendo la fanerógama marina *Zostera marina*. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Anotrichium furcellatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *B. clavata*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Carpomitra costata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *Chondria coerulescens*, *C. scintillans*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira usneoides*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyota dichotoma*, *Dudresnaya verticillata*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Halymenia latifolia*, *Haraldiophyllum bonnemasonii*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Myriogramme minuta*, *Mesophyllum lichenoides*, *Monosporus pedicellatus*, *Ophidocladus simpliciusculus*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemasonii*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Contemplado en el LIC Complejo Ons-O Grove.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *V. senegalensis*, *V. aurea*, *Venus verrucosa*, *Tapes decussatus*, *Dosinia exoleta* y *Glycimeris glycimeris*.

Proximidad de los bancos marisqueros infralitorales Xidoiro-Areoso, Caballón y Carreirón. Zona incluida dentro del banco marisquero infralitoral Ría de Arousa.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Chrysomenia wrightii*, *Colpomenia peregrina*, *Dasya sessilis*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica*, *Trailliella intricata stadium* y *Undaria pinnatifida* (Bárbara et al. 2004, 2008, Peña & Bárbara 2006b).

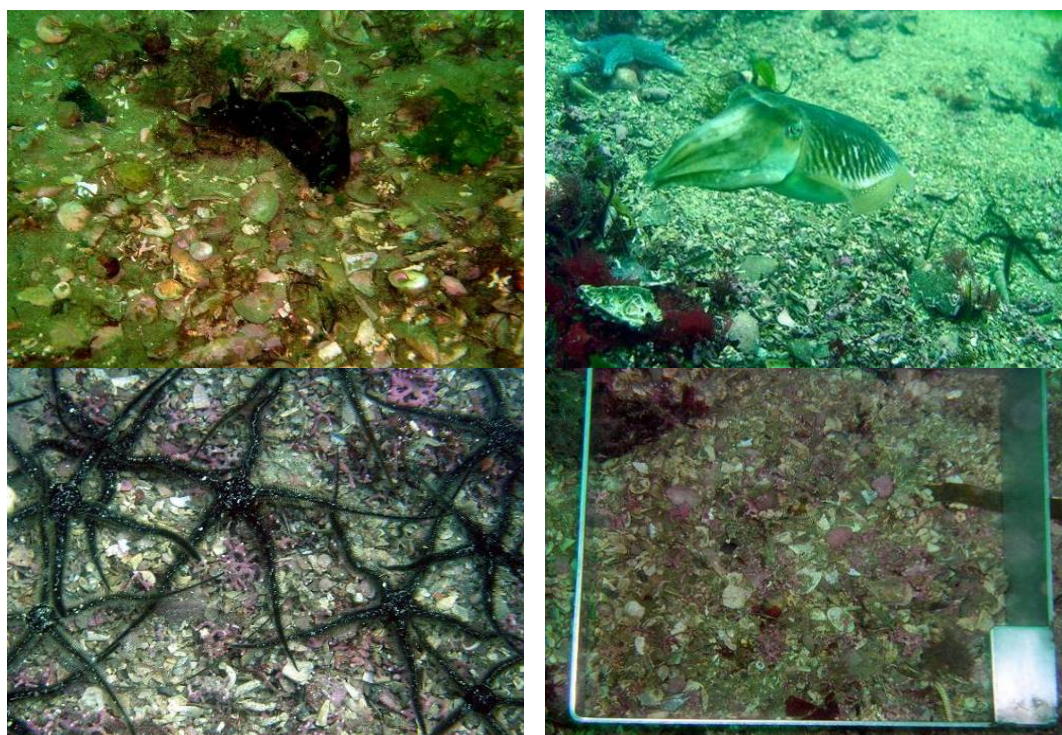
-Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a los polígonos de bateas de mejillón situados en sus proximidades.

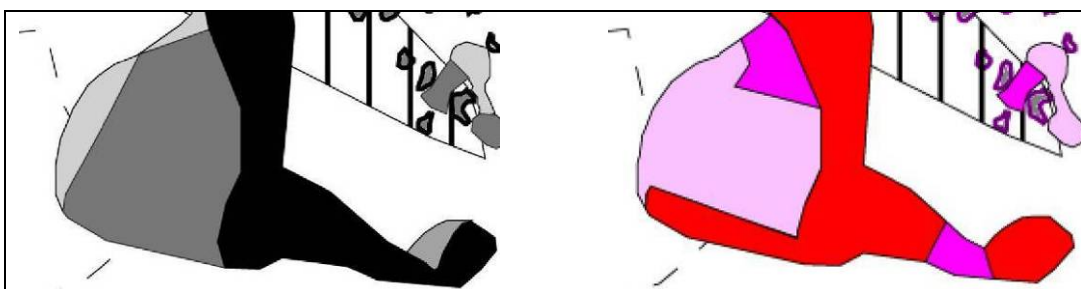
-Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*) realizado en las zonas II y IV del banco infralitoral que ocupa la mayor parte del fondo de la Ría de Arousa.

-Posible interacción con planes de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de A Illa de Arousa, Cambados y O Grove. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo rastro y raño, flota con 486 embarcaciones, período máximo de 240 días (de enero a diciembre), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*). Períodos de rareo y arado del fondo (durante 9 meses).

-Posible interacción con el área de los planes de explotación de navaja (*Ensis arcuatus*) de las cofradías de A Illa de Arousa y Cambados mediante buceo (apnea y suministro de aire desde embarcación) con un total de 16 embarcaciones, período máximo de 198 días (durante 10 meses).

-Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.





Zona 12. Sur de A Illa-Bajo Pragueros-Bajo La Lobeira de Cambados (Ría de Arousa).

Extensión: 2.63 km² distribuido en una extensa área.

Profundidad: 3-24 m.

Cobertura de maërl: 10-95% maërl mixto con cascajo y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 50-99% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados)

Especies formadoras de maërl: *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*.

Tamaño medio del maërl: 1.73±0.3 - 2.41±0.34 cm.

Singularidad del banco y flora asociada: Gran extensión del banco de maërl hasta 24 m de profundidad. Algunos bancos aparecen citados en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Ahnfeltiopsis denoniensis*, *Boergesenella fruticulosa*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *Chondria scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira usneoides*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halurus flosculosus*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Hildenbrandia crouaniorum*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Laurencia pyramidalis*, *Ophidocladus simpliciusculus*, *Pleonosporium borrieri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. parasitica*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisqueero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*. Zona incluida dentro del banco marisqueero infralitoral Ría de Arousa.

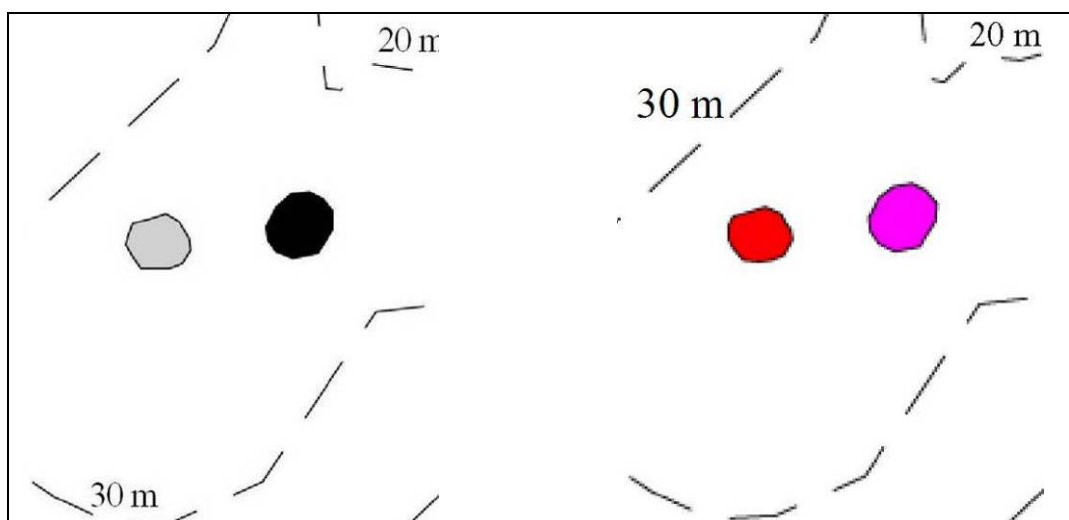
Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Falkenbergia rufolanosa stadium* y *Heterosiphonia japonica*.

-Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*) en las zonas II y IV del banco infralitoral que ocupa la mayor parte del fondo de la Ría de Arousa.

-Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de la cofradía de O Grove. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro y raño, período máximo de 240 días (de enero a diciembre), explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*).

-Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.



Zona 13. Bajo Los Esqueiros-Bajo Los Mezos (Ría de Arousa).

Extensión: 0.15 km² distribuido en dos bancos.

Profundidad: 20-25 m.

Cobertura de maërl: 20-80% maërl mixto con cascajo y guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 75-100% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados).

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 2.37±0.60 - 2.95±0.59 cm.

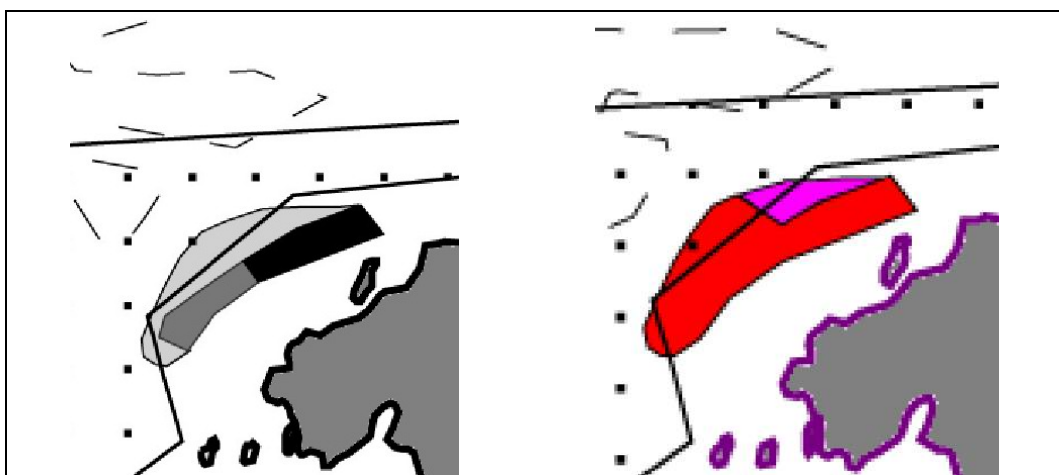
Singularidad de la zona y flora asociada: Está situada en las proximidades del canal central de la ría y a relativa profundidad (20-25 m). Aparecen citados en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* que son nuevas citas para Galicia (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Aglaothamnion tenuissimum*, *Anotrichium furcellatum*, *Antithamnion cruciatum*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *Callophyllis laciniata*, *Champia parvula*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Halymenia latifolia*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Pterosiphonia complanata*, *Pterothamnion plumula*, *Rhodophyllis divaricata*, *Scinaia interrupta*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana* y *Stenogramme interrupta*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus* y *Aequipecten opercularis*. Zona incluida dentro del banco marisquero infralitoral Ría de Arousa.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica* y *Trailliella intricata stadium*.
- Posible impacto por colmatación por sedimentos.
- Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira realizado en las zonas I y II del banco infralitoral que ocupa la mayor parte del fondo de la Ría de Arousa.
- Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.



Zona 14. Negreiriñas de Tierra, O Grove (Ría de Arousa).

Extensión: 0.30 km².

Profundidad: 2-11 m.

Cobertura de maërl: 1-90% maërl mixto con cascajo.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 70-90% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 5 cm

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.70±0.45 - 2.08±0.53 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Presenta el banco más extenso y de mayor cobertura de maërl de la Península de O Grove. Aparece citado en estudios previos (Cadée 1968, Koldijk 1968, Mora 1980). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Anotrichium furcellatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Bonnemaïsonia asparagoides*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondria coerulescens*, *C. dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *Pleonosporium borneri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia elongata*, *Pterosiphonia ardreana*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis senegalensis*, *V. aurea*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*. Proximidad del banco marisquero infralitoral Meloxo-Negreiriñas. Cultivo de mejillón en batea.

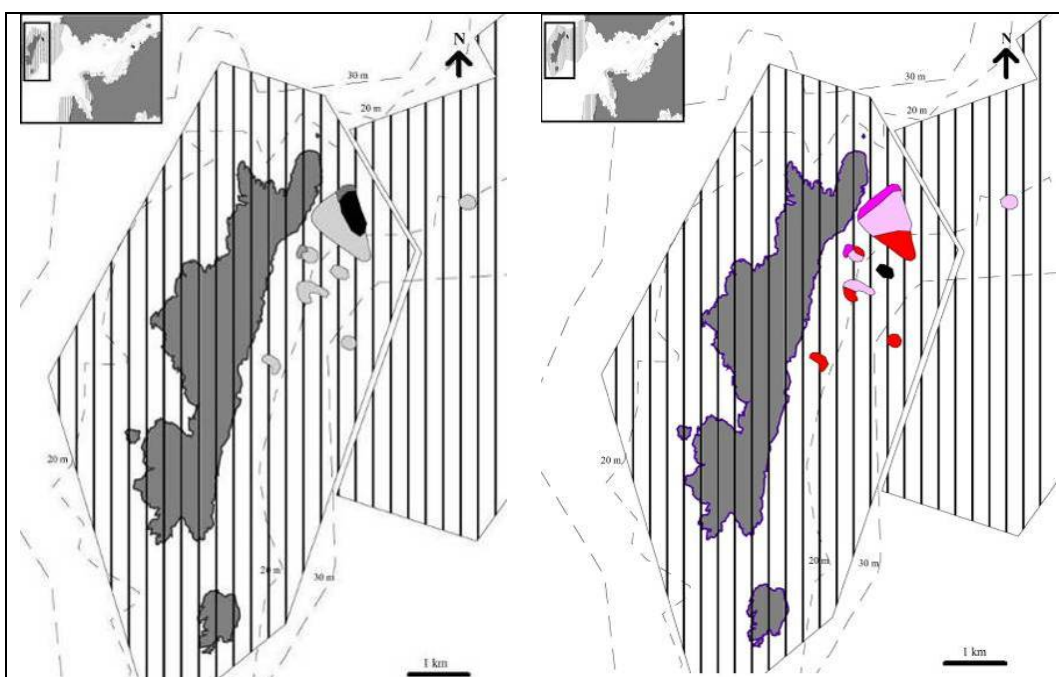
Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Colpomenia peregrina*, *Dasya sessilis*, *Falkenbergia rufolanosa stadium* y *Heterosiphonia japonica*

-Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido al extenso polígono de bateas de mejillón colindante.

-Posible interacción con planes de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de Cambados y O Grove. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro y raño, flota con 117 embarcaciones, período máximo de 240 días (de enero a diciembre), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*). Períodos de rareo y arado del fondo (durante 9 meses).

-Posible interacción con artes de pesca de arrastre bou de vara y mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.



Zona 15. Archipiélago de Ons (Ría de Pontevedra).

Extensión: 0.57 km², distribuidos en varios bancos.

Profundidad: 10-27 m. Presencia de megaripples.

Cobertura de maërl estimada: 1-80% maërl mixto con cascajo, arena y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 0-100% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 5 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.47±0.33 - 1.76±0.38 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Es uno de los primeros bancos de maërl citados en Galicia (Miranda 1934) que se ha mantenido hasta la actualidad. La riqueza específica es elevada con especies características de fondos de maërl y cascajo de Galicia (aproximadamente 88 especies asociadas registradas, Peña & Bárbara 2006a). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaothamnion bipinnatum*, *A. hookeri*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Antithamnion cruciatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Brongniartella byssoides*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *Chondria coerulescens*, *Cladophora hutchinsiae*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira baccata*, *C. usneoides*, *Dictyota dichotoma*, *Dudresnaya verticillata*, *Eythroglossum lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halarachnion ligulatum*, *Halurus flosculosus*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Laminaria ochroleuca*, *Lomentaria clavellosa*, *Mesophyllum lichenoides*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *Pleonosporium borneri*, *P. flexuosum*, *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia stricta*, *Pterosiphonia ardreana*,

Pterosiphonia complanata, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Saccorhiza polyschides*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Contemplado en el territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *Chamelea striatula*, *Glycimeris glycimeris* y *Ensis ensis*. Proximidad del banco marisquero infralitoral Illa de Ons.

Principales amenazas:

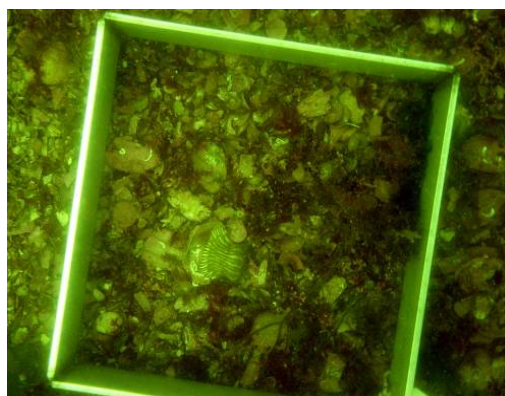
-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica*, *Trailliella intricata stadium* y *Undaria pinnatifida* (Peña & Bárbara 2006a).

-Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Aequipecten opercularis*)

-Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de Bueu, Portonovo y Aldán. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo raño, flota con 57 embarcaciones, período máximo de 210 días (durante 10 meses), de explotación de 12 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*, *Spisula solida*, *Callista chione*, *Glycimeris glycimeris* y *Laevicardium norvegicum*). Períodos de limpieza y rareo del fondo (durante 4 meses). También posible interacción con el área del plan de explotación conjunto de navaja (*Ensis arcuatus*), longueirón (*E. siliqua*) y longueirón vello (*Solen marginatus*) de las cofradías de Bueu, Lourizán, Marín, Pontevedra, Portonovo, Raxó y Sanxenxo, (apnea y suministro de aire desde embarcación) con un total de 29 embarcaciones, período máximo de 200 días (de enero a diciembre).

-Posible interacción con artes de pesca mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.

-Impacto mecánico por fondeo de embarcaciones de recreo.





Zona 16. Bajo Los Camoucos- Bajo Picamillo (Ría de Pontevedra).

Extensión: 0.03 km² en una sola población.

Profundidad: 20 m.

Cobertura de maërl: 1-25% maërl mixto con cascajo.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 1-50% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados).

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

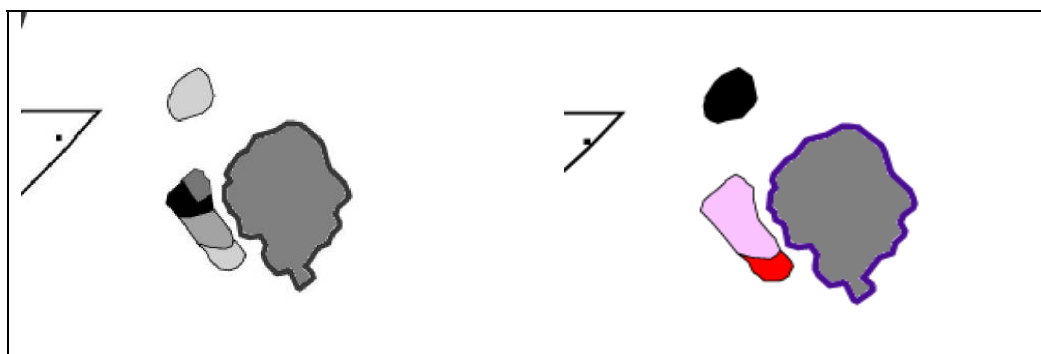
Tamaño medio del maërl: No disponible.

Singularidad de la zona: Presenta un banco de maërl profundo.

Estado actual de protección: Contemplado en el LIC Complejo Ons-O Grove.

Principales amenazas:

-Posible interacción con artes de pesca mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.



Zona 17. Isla Tambo (Ría de Pontevedra).

Extensión: 0.08 km² distribuido en un banco (otro banco próximo presenta 100% maërl muerto).

Profundidad: 7-11 m.

Cobertura de maërl: 1-80% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 5-90% maërl vivo

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 4 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.78±0.46 - 1.95±0.21 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: El banco anexo a la Isla de Tambo es uno de los de mayor cobertura registrado en la parte interna de la Ría de Pontevedra. Riqueza específica elevada con especies características de fondos de maërl y cascajo de Galicia (aproximadamente 60 especies asociadas registradas, Peña & Bárbara 2010b). Es además uno de los primeros bancos de maërl citados en Galicia (Miranda 1934) que, además, se ha mantenido hasta la actualidad. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada (Peña & Bárbara 2010b) son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Anotrichium furcellatum*, *Antithamnion cruciatum*, *A. villosum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Chondria dasyphylla*, *C. scintillans*, *Chondracanthus teedei*, *Cladophora hutchinsiae*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hildenbrandia rubra*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Nitophyllum punctatum*, *Ophidocladus simpliciusculus*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *Pleonosporium borrieri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Punctaria latifolia*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

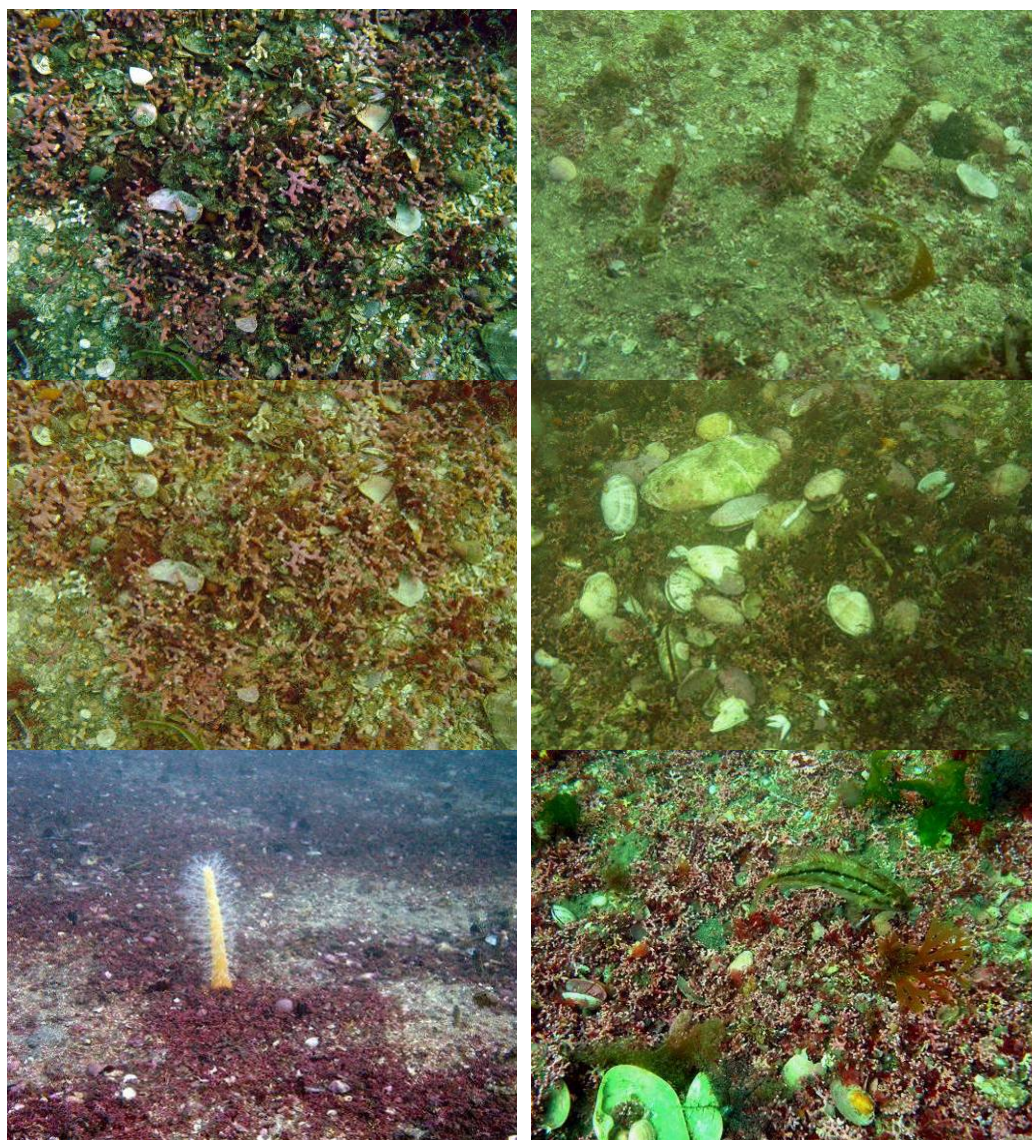
Interés marisquero: Citadas en el área poblaciones de *Pecten maximus*.

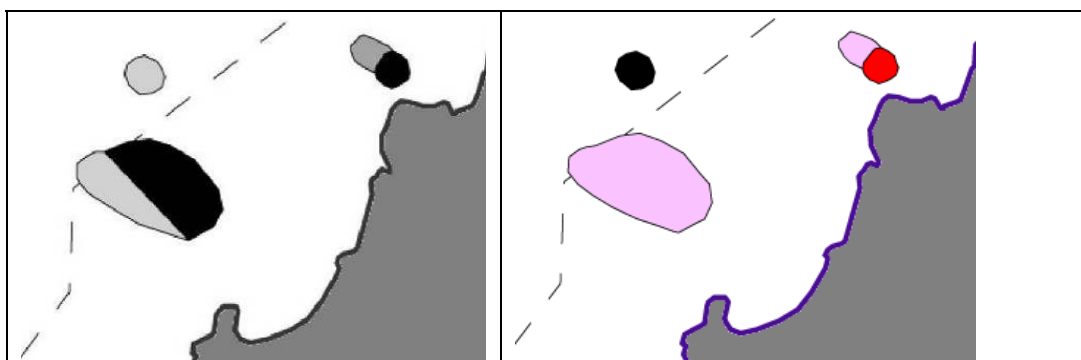
Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica* y *Undaria pinnatifida* (Peña & Bárbara 2010b).

-Cambios en dinámica litoral que pueden incrementar la carga de sedimentación.

-Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de Pontevedra, Lourizán, Raxó, Sanxenxo y Marín. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo rastro, flota con 122 embarcaciones, período máximo de 150 días (durante 11 meses), de explotación de 9 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Spisula solida*). Períodos de rareo y arado del fondo (durante 6 meses).





Zona 18. Punta Moa-Aguete (Ría de Pontevedra).

Extensión: 0.33 km² distribuido en 2 bancos (un tercer banco próximo presenta 100% maërl muerto).

Profundidad: 7-22 m.

Cobertura de maërl: 5-80% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 30-80% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 2 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.88±0.38 - 2.84±0.41 cm.

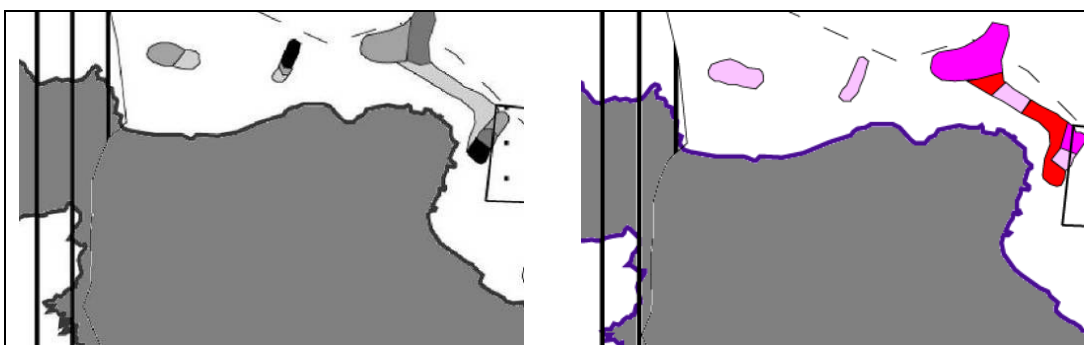
Singularidad de la zona y flora asociada: Uno de los bancos presenta gran extensión, con elevada cobertura de maërl y alcanza una profundidad superior a 30 m. El banco de maërl de Punta Moa es además uno de los primeros citados en Galicia (Miranda 1934) que, además, se ha mantenido hasta la actualidad. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Aglaozonia parvula stadium*, *Cladophora hutchinsiae*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borneri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreaana*, *P. complanata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Stenogramme interrupta* y *Tiffaniella capitata*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus* y *Venerupis rhomboideus*.

Principales amenazas:

- Cambios en dinámica litoral que incrementen carga de sedimentación.
- Posible interacción con el plan de explotación de almeja rubia (*Venerupis rhomboideus*) de la cofradía de Bueu. Marisqueo de tracción mecánica mediante endeño remolcado, flota con 1 embarcación, período máximo de 15 días (durante 1 mes).
- Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de Bueu, Portonovo y Aldán. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo raño, flota con 57 embarcaciones, período máximo de 210 días (durante 10 meses), de explotación de 12 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*, *Spisula solida*, *Callista chione*, *Glycimeris glycimeris* y *Laevicardium norvegicum*). Períodos de rareo y arado del fondo (durante 4 meses).
- Posible interacción con artes de pesca mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.
- Posible impacto mecánico por fondeos de embarcaciones de recreo.



Zona 19. Punta Centolleira-Laxe de Herbosa (Ría de Pontevedra).

Extensión: 0.44 km² distribuido en 3 bancos.

Profundidad: 9-21 m.

Cobertura de maërl: 5-95% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 50-95% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 4 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.94±0.48 - 2.54±0.50 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Uno de los bancos presenta una gran extensión con elevada cobertura de maërl y alcanza una profundidad superior a 20 m. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Petroderma maculiforme*, *Phycocelis foecunda* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *A. tenuissimum*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Anotrichium furcellatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Boergesenella fruticulosa*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *Chondria coerulescens*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Cutleria multifida*, *Dictyota dichotoma*, *Dudresnaya verticillata*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Halymenia latifolia*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hildenbrandia crouaniorum*, *Hypnea musciformis*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Microcladia glandulosa*, *Nitophyllum punctatum*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borrieri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia elongata*, *P. stricta*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Saccharina latissima*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Venerupis rhomboideus*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*, *Spisula solida*, *Chamelea striatula*, *Glycimeris glycimeris* y *Ensis ensis*. Proximidad del banco marisquero infralitoral Costa de Bueu. Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

- Especies introducidas observadas: *Antithamnionella spirographidis*, *A. ternifolia*, *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Sargassum muticum* y *Trailliella intricata stadium*.
- Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido al polígono de batea de mejillón colindante.
- Posible interacción con arte de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro de vieira (extracción de *Aequipecten opercularis*).
- Posible interacción con el plan de explotación de almeja rubia (*Venerupis rhomboideus*) de la cofradía de Bueu. Artes de marisqueo de tracción mecánica mediante endeoño remolcado, flota con 1 embarcación, período máximo de 15 días (durante 1 mes).
- Posible interacción con el plan de explotación de moluscos bivalvos de las cofradías de Bueu, Portonovo y Aldán. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Arte de marisqueo raño, flota con 57 embarcaciones, período máximo de 210 días (durante 10 meses), de explotación de 12 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *V. aureus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta*, *Spisula solida*, *Callista chione*, *Glycimeris glycimeris* y *Laevicardium norvegicum*). Períodos de rareo y arado del fondo (durante 4 meses).
- Posible interacción con artes de pesca mixtas cerco-arrastre bou de man y boliche.





Zona 20. Islote Castiñeiro-Punta de Pinténs-Playa de Arnelas (Ría de Aldán).

Extensión: 0.04 km² distribuido en 3 bancos.

Profundidad: 2-7 m.

Cobertura de maërl: 1-10% maërl mixto con cascajo y arena.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 10-90% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: No disponible (dragados)

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.51±0.35 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Único registro para la Ría de Aldán. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica* y *Petroderma maculiforme* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Apoglossum ruscifolium*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Bryopsis plumosa*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondria dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira baccata*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Heterosiphonia plumosa*, *Jania rubens*, *Lomentaria clavellosa*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisoni*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

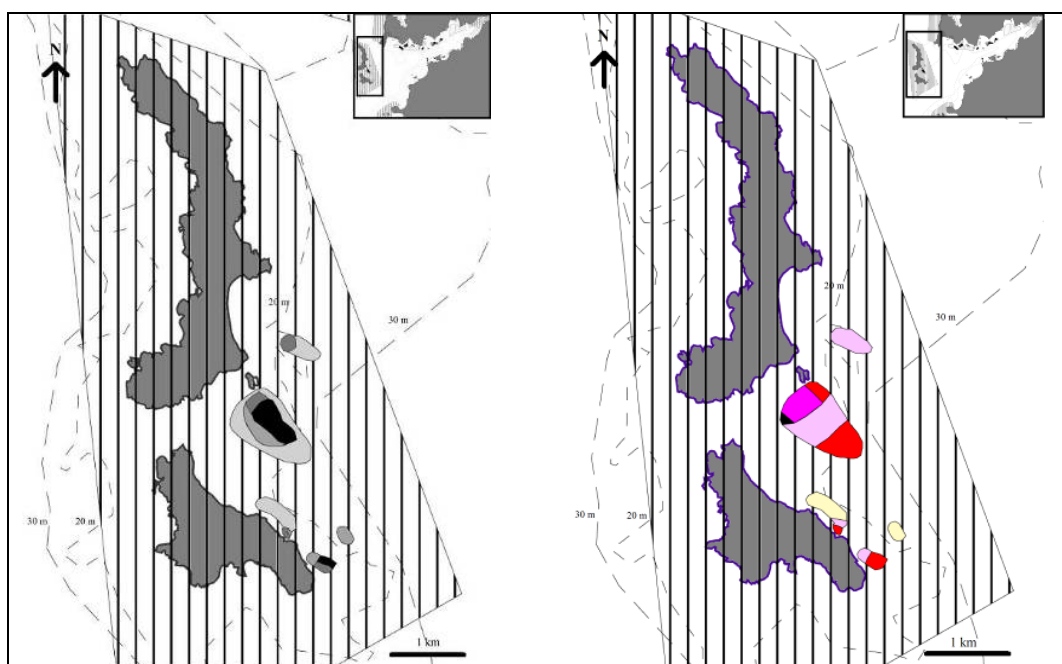
Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Venerupis rhomboideus*, *V. aurea* y *Venus verrucosa*. Proximidad de los bancos marisqueros infralitorales Praia Arnelas y Costa oeste de Aldán. Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Asparagopsis armata* (y *Falkenbergia rufolanosa stadium*), *Colpomenia peregrina*, *Dasya sessilis*, *Heterosiphonia japonica*, *Sargassum muticum* (Peña & Bárbara 2006b).

-Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido a los polígonos de bateas de mejillón colindantes.

-Posible interacción con bancos marisqueros (bancos de Castiñeiras y Arneles-Testada) de varias especies de moluscos bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Dosinia exoleta* y *Venus verrucosa*) explotados por la cofradía de Aldán-Hío mediante marisqueo a flote.



Zona 21. Archipiélago de Cíes (Ría de Vigo).

Extensión: 0.89 km² distribuidos en varios bancos.

Profundidad: 7-26 m. Presencia de megaripples.

Cobertura de maërl: 1-90% maërl mixto con cascajo, arena y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 1-100% de maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 5 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.75±0.27- 2.43±0.50 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Riqueza específica elevada con especies características de fondos de maërl y cascajo de Galicia (aproximadamente 95 especies asociadas registradas, Peña & Bárbara 2006a). Algún banco aparece citado por Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaothamnion hookeri*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Antithamnion villosum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Bonnemaïsonia asparagoides*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *C. teedei*, *Chondria coerulescens*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira usneoides*, *Dictyota dichotoma*, *Dudresnaya verticillata*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halymenia latifolia*, *Herposiphonia secunda*, *Jania rubens*, *Mesophyllum lichenoides*, *Monosporus pedicellatus*, *Peyssonnelia atropurpurea*, *P. dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *Plocamium cartilagineum*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*,

Rhodophyllis divaricata, *Scinia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Contemplado en el territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis* y *Chamelea striatula*. Proximidad de los bancos marisqueros infralitorales Illa de San Martiño y Area das Rodas.

Principales amenazas:

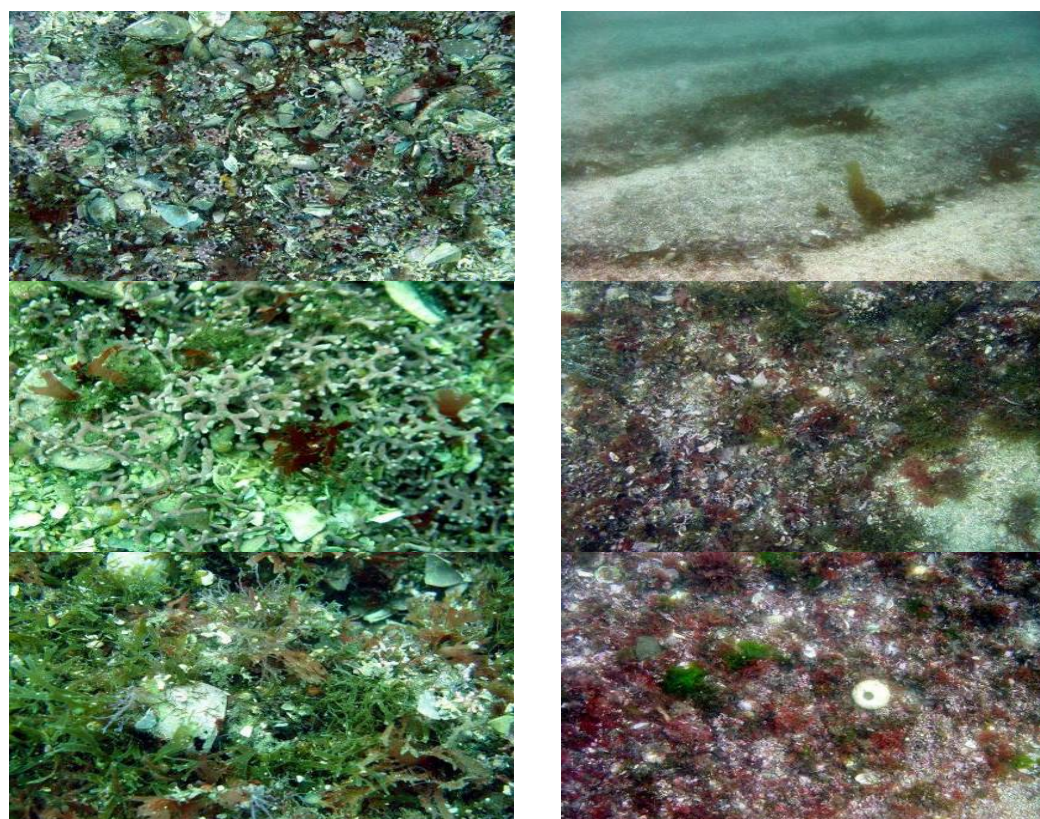
-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella spirographidis*, *A. ternifolia*, *Colpomenia peregrina*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica*, *Sargassum muticum*, *Trailiella intricata stadium* y *Undaria pinnatifida* (Peña & Bárbara 2006a,b).

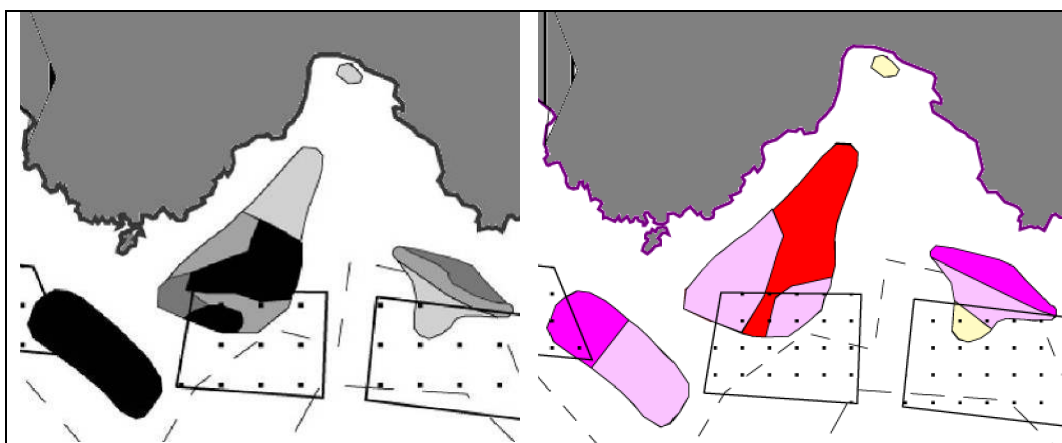
-Posible interacción con el plan de explotación de almeja rubia (*Venerupis rhomboideus*) de la cofradía de Cangas. Artes de marisqueo de tracción mecánica mediante endeño remolcado, flota con 15 embarcaciones, período máximo de 60 días (durante 6 meses).

-Posible interacción con el plan de explotación de libre marisqueo de moluscos bivalvos. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo raño, rastros y gancha, flota con 341 embarcaciones, período máximo de 180 días (durante 10 meses), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Spisula solida*).

-Posible interacción con zona habitual de trabajo para las modalidades de pesca de cerco-arrastre bou de man y boliche.

-Impacto mecánico por fondeos de embarcaciones de recreo.





Zona 22. Bajo Castro de Barra-Ensenada de Liméns (Ría de Vigo).

Extensión: 0.92 km² distribuido en 4 bancos.

Profundidad: 1-28 m.

Cobertura de maërl: 5-100% maërl mixto con cascajo, arena y fango.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 5-90% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 10 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.94±0.31 - 2.84±0.50 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Extensos bancos con elevada cobertura de maërl y ratio de maërl vivo. Algún banco aparece citado por Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968) y BIOMAERL Team (1999). Presenta especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009), el hallazgo de una de las primeras citas de *Contarinia peyssonneliaeformis* para el Océano Atlántico y otras especies que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *Phycocelis foecunda* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a) y *Calosiphonia vermicularis*. Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Aglaothamnion tenuissimum*, *Anotrichium furcellatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondria coerulescens*, *C. dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Dudresnaya verticillata*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Halymenia latifolia*, *Haraldiophyllum bonnemasonii*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *P. flexuosum*, *Plocamium cartilagineum*, *P. raphelisanum*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata* y *Ulva rigida*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

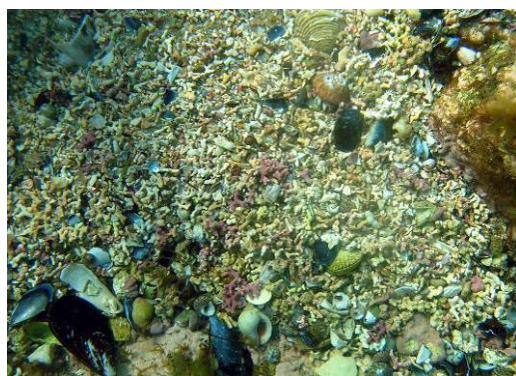
-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella spirographidis*, *A. ternifolia*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica*, *Trailliella intricata stadium* y *Undaria pinnatifida*.

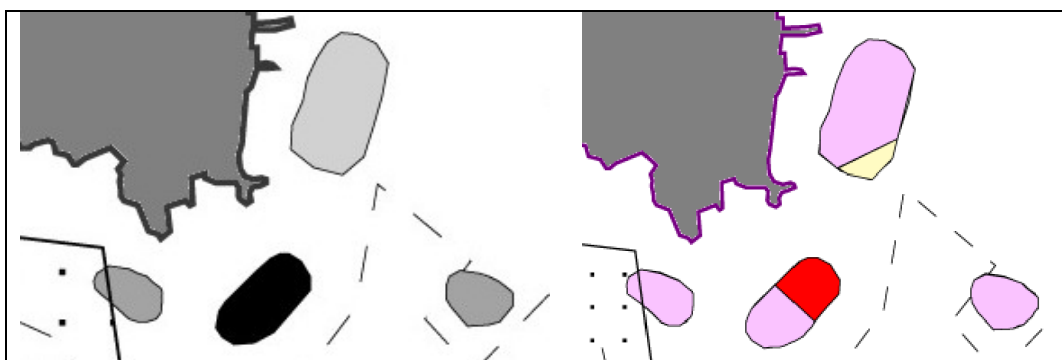
-Aumento de la carga de sedimentación sobre el fondo debido a polígonos de bateas de mejillón colindantes

-Posible interacción con el plan de explotación de almeja rubia (*Venerupis rhomboideus*) de la cofradía de Cangas. Artes de marisqueo de tracción mecánica mediante endeño remolcado, flota con 15 embarcación, período máximo de 60 días (durante 6 meses).

-Posible interacción con el plan de explotación de libre marisqueo de moluscos bivalvos. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro, raño y gancha, flota con 341 embarcaciones, período máximo de 180 días (durante 10 meses), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Spisula solida*).

-Posible interacción con zona habitual de trabajo para el arte de pesca de cerco-arrastre bou de man.





Zona 23. Punta Borneira-Ensenada de Cangas (Ría de Vigo).

Extensión: 0.37 km² distribuido en 4 bancos.

Profundidad: 8-19 m.

Cobertura de maërl: 1-80% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 20-90% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 5 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 2.30±0.47 - 2.69±0.33 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Bancos de gran extensión que se distribuyen hasta 19 m de profundidad. Presentan elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaothamnion hookeri*, *A. tenuissimum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Anotrichium furcellatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Ceramium callipterum*, *Champia parvula*, *Chondria dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Dudresnaya verticillata*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *Halarachnion ligulatum*, *Halopteris filicina*, *Halurus flosculosus*, *Haraldiophyllum bonnemasonii*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Kallymenia reniformis*, *Laminaria ochroleuca*, *Lomentaria clavellosa*, *Mesophyllum lichenoides*, *Monosporus pedicellatus*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borrieri*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemasonii*, *Pterocliadiella capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Cultivo de mejillón en batea.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica* y *Undaria pinnatifida*.

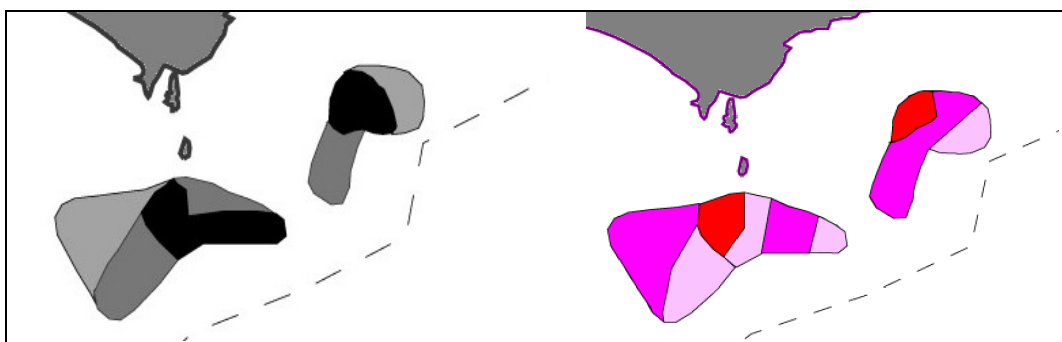
-Aumento de carga de sedimentación sobre el fondo debido al polígono de batea de mejillón colindante.

-Alteración por posibles cambios de la dinámica litoral debido a la construcción de infraestructuras portuarias.

-Posible interacción con los planes de explotación de zamburiña (*Chlamys varia*), volandeira (*Aequipecten opercularis*) y almeja rubia (*Venerupis rhomboideus*) de las cofradías de Cangas, Redondela y dos cooperativas. Artes de marisqueo de tracción mecánica mediante rastro y endeño remolcado, flota con 43 embarcación, período máximo de 160 días (durante 10 meses).

-Posible interacción con el plan de explotación de libre marisqueo de moluscos bivalvos. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro, raño y gancha, flota con 341 embarcaciones, período máximo de 180 días (durante 10 meses), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Spisula solida*).

-Posible interacción con zona habitual de trabajo para el arte de pesca de cerco-arrastre bou de man.



Zona 24. As Rodeiras-Con de Pego (Ría de Vigo).

Extensión: 0.79 km² distribuido en 2 bancos.

Profundidad: 4-12 m.

Cobertura de maërl: 5-100% maërl mixto con cascajo, arena, fango y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 50-100% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 8 cm.

Especies formadoras de maërl: Fundamentalmente *Phymatolithon calcareum*.

Tamaño medio del maërl: 1.94±0.90 - 2.38±0.29 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: Bancos muy extensos con elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Riqueza específica elevada con especies características de fondos de maërl y cascajo de Galicia (aproximadamente 90 especies asociadas registradas, Peña & Bárbara 2010b). Algún banco aparece citado por Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert et al. 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Microspongium gelatinosum stadium*, *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme*, *Pseudolithoderma roscoffense* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaothamnion bipinnatum*, *A. hookeri*, *A. pseudobyssoides*, *A. tenuissimum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Ahnfeltiopsis devoniensis*, *Anotrichium furcellatum*, *Antithamnion cruciatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Boergeseniella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *C. teedei*, *Chondria coerulescens*, *C. dasyphylla*, *C. scintillans*, *Cladophora hutchinsiae*, *Compsothamnion thuyoides*, *Corallina elongata*, *Cruoria cruoriaeformis*, *C. rosea stadium*, *Cryptopleura ramosa*, *Cystoseira baccata*, *Dictyota dichotoma*, *Drachiella spectabilis*, *Dudresnaya verticillata*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halarachnion ligulatum*, *Halurus flosculus*, *Haraldiophyllum bonnemasonii*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Kallymenia reniformis*, *Myriogramme minuta*, *Mesophyllum lichenoides*, *Monosporus pedicellatus*, *Nitophyllum punctatum*, *Ophidocladus simpliciusculus*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borrieri*, *P. flexuosum*, *Plocamium cartilagineum*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion crispum*, *P. plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Scinaia interrupta*, *Spermothamnion repens*, *Sphacelaria cirrosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

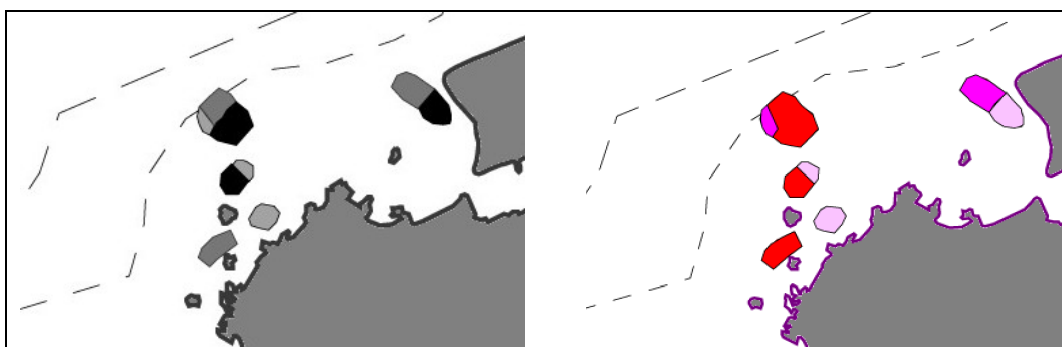
Interés marisquero: Coincide con distribuciones de *Pecten maximus* (observaciones propias), *Venerupis senegalensis*, *Venus verrucosa* y *Dosinia exoleta*. Proximidad de los bancos marisqueros infralitorales Illa das Ratas y Con de Pego.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Colpomenia peregrina*, *Falkenbergia rufolanosa stadium*, *Heterosiphonia japonica*, *Neosiphonia harveyi*, *Trailliella intricata stadium* y *Undaria pinnatifida* (Peña & Bárbara 2010b). Detectado también el gasterópodo alóctono *Crepidula fornicata*.

-Posible interacción con el plan de explotación de libre marisqueo de moluscos bivalvos. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo rastro, raño y gancha, flota con 341 embarcaciones, período máximo de 180 días (durante 10 meses), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Spisula solida*).





Zona 25. Cabo de Mar-Bouzas (Ría de Vigo).

Extensión: 0.19 km² distribuido en 5 bancos.

Profundidad: 3-11 m.

Cobertura de maërl: 30-95% maërl mixto con cascajo, arena, y también guijarros.

Ratio maërl vivo/maërl muerto: 50-95% maërl vivo.

Espesor máximo de la capa viva del maërl: 5 cm.

Especies formadoras de maërl: *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*.

Tamaño medio del maërl: 1.71±0.20 - 1.91±0.31 cm.

Singularidad de la zona y flora asociada: los bancos presentan una elevada cobertura de maërl total y ratio de maërl vivo. Algún banco aparece citado por Seoane-Camba & Campo-Sancho (1968) y Adey & McKibbin (1970). Se encuentran especies de interés corológico como *Cladophora rhodolithicola* (especie recientemente descrita para los fondos de maërl europeos, Leliaert *et al.* 2009) y otras que han sido nuevas citas para Galicia como *Peyssonnelia armorica*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Petroderma maculiforme* y *Rhododiscus pulcherrimus stadium* (Peña & Bárbara 2010a). Otras especies de la flora asociada son: *Acrosorium ciliolatum*, *Aglaozonia parvula stadium*, *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *A. tripinnatum*, *Anotrichium furcellatum*, *Apoglossum ruscifolium*, *Boergesenella fruticulosa*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chaetomorpha aerea*, *Champia parvula*, *Chondracanthus acicularis*, *C. teedei*, *Chondria dasyphylla*, *C. scintillans*, *Compsothamnion thuyoides*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cryptopleura ramosa*, *Dictyota dichotoma*, *Eythroglossum laciniatum*, *E. lusitanicum*, *Gastroclonium reflexum*, *Gayliella flaccida*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria gracilis*, *G. multipartita*, *Halarachnion ligulatum* (y *Cruoria rosea stadium*), *Halurus flosculosus*, *Haraldiophyllum bonnemasonii*, *Heterosiphonia plumosa*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania rubens*, *Laminaria ochroleuca*, *Monosporus pedicellatus*, *Peyssonnelia dubyi*, *Pleonosporium borreri*, *P. flexuosum*, *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia stricta*, *Pterocladia capillacea*, *Pterosiphonia ardreana*, *P. complanata*, *P. parasitica*, *P. pennata*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodothamniella floridula*, *Spermothamnion repens*, *Sphondylothamnion multifidum*, *Stenogramme interrupta*, *Tiffaniella capitata*, *Ulva rigida* y *Ulvaria obscura*.

Estado actual de protección: Ninguno.

Interés marisquero: Se solapa con la distribución de *Venerupis rhomboideus*, *Dosinia exoleta*, *Ensis ensis*. Proximidad del banco marisquero infralitoral Cabo de Mar.

Principales amenazas:

-Especies introducidas observadas: *Antithamnionella ternifolia*, *Falkenbergia rufolanosa* *stadium* y *Heterosiphonia japonica*. Detectado también el gasterópodo *Crepidula fornicata*.

-Alteración por posibles cambios de la dinámica litoral en el caso de incremento de la superficie portuaria de Bouzas.

-Posible interacción con el área del plan de explotación de navaja (*Ensis arcuatus*) y longueirón (*E. siliqua*) de la cofradía de Vigo, (apnea y suministro de aire desde embarcación) con un total de 8 embarcaciones, período máximo de 180 días (de enero a diciembre).

-Posible interacción con el plan de explotación de libre marisqueo de moluscos bivalvos. Marisqueo de tracción manual mediante embarcación (a flote). Artes de marisqueo raño, rastros y gancha, flota con 341 embarcaciones, período máximo de 180 días (durante 10 meses), de explotación de 8 especies de bivalvos (*Venerupis pullastra*, *V. rhomboideus*, *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum*, *Cerastoderma edule*, *Venus verrucosa*, *Dosinia exoleta* y *Spisula solida*).



E.- Actuaciones para el plan de conservación de los fondos de maërl de Galicia.

Para la elaboración de un plan de conservación de un hábitat es prioritario obtener el máximo de información disponible acerca del mismo; sólo de esta forma es posible establecer medidas eficaces de conservación. Las pautas generales de acción en planes para la conservación de fondos de maërl en el Reino Unido y Bretaña francesa (JNCC 1999, Hily & Grall 2003), así como del coralígeno y fondos de maërl en el Mediterráneo (PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008) incluyen varios de los objetivos propuestos en la presente tesis doctoral:

- 1.- Recopilación del mayor número de datos previos y antecedentes realizados en el área de estudio, atendiendo sobre todo a la localización de áreas conocidas y catalogación de la biota de las mismas.
- 2.- Cartografiado y georreferenciación de los fondos de maërl para obtener una distribución precisa.
- 3.- Caracterización general de los fondos de maërl mediante la observación y toma de datos *in situ* relacionados con el grado de vitalidad del maërl, estructura, espesor, etc.
- 4.- Estudio taxonómico de las especies formadoras de maërl y de la flora asociada.
- 5.- Identificación y estudio del efecto de actividades antrópicas locales potencialmente dañinas para los fondos de maërl.
- 6.- Estudios de seguimiento de áreas seleccionadas, bien por su relevancia o bien por estar localizadas en áreas impactadas. Estudio de ciertas variables ambientales que ayuden a relacionar los cambios o perturbaciones registradas en los fondos de maërl tales como la temperatura, irradiancia (o PPFD), transparencia del agua, tasa de sedimentación, concentración de nutrientes disueltos, concentración de material orgánica particulada, etc. Estos estudios de monitorización deberían realizarse de manera continuada durante varios años con objeto de conocer su evolución a medio y largo plazo.
- 7.- Valoración del estado de conservación de los fondos de maërl, propuesta de áreas a conservar y de futuras medidas de protección a nivel regional y estatal.

La elaboración de un plan de seguimiento es una de las acciones más demandadas para la realización de estudios de conservación de fondos de maërl europeos y, en general, para toda la región OSPAR (JNCC 1999, Hily & Grall 2003, Hall-Spencer *et al.* 2008b, PNUMA-PAM-CAR/ZEP 2008). Basándose en los planes de conservación de fondos de maërl elaboradas para otras regiones europeas y en los resultados obtenidos a lo largo de la presente tesis doctoral, se propone una serie de actuaciones de investigación que deberían acometerse en un futuro con

objeto de generar información comparable a corto, medio y largo plazo. Partiendo de la experiencia adquirida en el desarrollo de esta tesis doctoral, se aportan la bases metodológicas para llevar a cabo estudios de seguimiento de los fondos de maërl de Galicia. Hay que señalar que la metodología que se propone está orientada en gran medida hacia la flora asociada de maërl, por lo que sería necesario completarla con metodología específica para el estudio de la fauna, particularmente de la infauna. En relación a las medidas de protección actuales, se proponen varias recomendaciones con el objeto de contribuir a una mayor protección de este hábitat, sus especies formadoras y especies algales asociadas.

En la presente tesis doctoral se ha contemplado el impacto de la acuicultura de mejillón sobre los fondos de maërl siguiendo la línea de estudio iniciada en Galicia por el proyecto BIOMAERL (BIOMAERL Team 1999). Sin embargo, dentro del marco de este proyecto europeo, se han evaluado otro tipo de impactos que también se han detectado en Galicia y que sería necesario acometer con nuevos estudios en el territorio gallego, para no tener que recurrir a extrapolar los resultados obtenidos en otras regiones. En esta línea, sería necesario disponer de datos locales sobre el impacto mecánico generado por artes de pesca y marisqueo de arrastre remolcadas y de tracción manual (a flote), las cuales están ampliamente extendidas en las rías gallegas. Tras el estudio de planes de explotación marisqueras y mediante el desarrollo de la presente tesis doctoral, se ha comprobado que existe una interacción del marisqueo sobre los fondos de maërl. Se ha observado el empleo de artes manuales en bancos de maërl someros detectándose rastros de alteración del fondo en áreas sometidas a intensa actividad de recolección. También fueron patentes los efectos de la recolección mecánica en bancos de maërl situados a mayor profundidad, como es el caso de un banco de maërl próximo al canal de la Ría de Arousa (Faro de Piedra Seca, -20 m). Igualmente, son necesarios estudios que valoren el impacto de especies alóctonas en los fondos de maërl gallegos tras comprobar la presencia de varias especies y la abundancia de algunas que forman poblaciones naturalizadas o en vías de naturalización. La proximidad de muchos bancos de maërl a áreas de acuicultura hace que sean susceptibles a nuevos procesos de introducción de especies. Asimismo, es necesario conocer el impacto producido por fondeos de embarcaciones, especialmente en el territorio marítimo de áreas protegidas (LICs, Parque Nacional Islas Atlánticas) donde no existe, hasta el momento, una regulación al respecto en cuanto a una zonificación del fondo marino con áreas donde el fondeo esté prohibido. Respecto a otro tipo de actividades potencialmente dañinas, se recomienda el seguimiento de fondos de maërl que pueden haber sido afectados por modificaciones en la dinámica litoral derivadas de la construcción de infraestructuras costeras tales como rellenos portuarios, puertos deportivos, etc. Por otra parte, sería necesario completar

la información con datos hidrodinámicos de cada zona, y también químicos para valorar el nivel de eutrofización.

Metodología para estudios de seguimiento de los fondos de maërl gallegos.

El trabajo de campo debería realizarse mediante buceo autónomo ya que permite efectuar observaciones directas de la población, recolectar muestras de una superficie conocida y elaborar un registro fotográfico. Se proponen dos tipos de metodologías en función del tipo de seguimiento que se requiere en cada caso: puntual o lineal. Para el seguimiento de fondos de maërl afectados por polígonos de cultivo de mejillón, es necesario realizar transectos (preferentemente con un scooter submarino) que da una perspectiva excepcional del radio de alteración de los polígonos de cultivo. Para el resto de fondos de maërl, se recomiendan muestreos puntuales en el banco, estableciendo áreas control y otras afectadas en el caso de estar analizando el grado de impacto de actividades. La frecuencia de los muestreos dependerá del tipo de estudio, la extensión del banco y la gravedad del impacto. Es conveniente señalar una vez más que la metodología propuesta debería completarse con la específica de estudio de fauna asociada, especialmente la infauna.

Para el estudio de seguimiento mediante muestreos puntuales, se fijarán las coordenadas geográficas de cada punto de muestreo a efectos de re-visitarse las mismas áreas a corto, medio o largo plazo. En cada punto de muestreo se recolectarán entre 3-5 réplicas seleccionadas al azar con un volumen de muestreo de aproximadamente 3125 cm³ (25x25x5 cm). En cada réplica se estimará la cobertura de maërl (%), la ratio de maërl vivo frente al maërl muerto (%), espesor de la capa viva de maërl e identificación y porcentaje de cobertura en proyección vertical de las especies más abundantes o visualmente reconocibles. Se recolectará toda la flora asociada macroscópica y 4 submuestras de maërl (100-150 cm³) con el objeto de obtener una buena representación de las especies más pequeñas (filamentosas y costrosas). En cada punto de muestreo se tomará una muestra de sedimento y otra de agua con objeto de estudiar la granulometría y la salinidad. Paralelamente, se recolectarán entre 30-40 especímenes de maërl vivos y no fragmentados para el cálculo del tamaño del maërl y la proporción de morfotipos. Se indicará la presencia de ripples, altura de los mismos y su orientación para obtener información de las condiciones hidrodinámicas reinantes. Se tomarán fotografías de las muestras recolectadas y también del banco de maërl. Para obtener el máximo de información, la frecuencia óptima de estos muestreos debería de ser semestral, con un muestreo a finales de primavera-comienzos de verano (que coincide con el período de mayor biomasa y riqueza

florística asociada) y otro a finales de otoño-comienzo de invierno (período de menor biomasa y riqueza específica).

Las muestras serán preservadas en agua de mar formolada al 4% en frío y oscuridad hasta su procesamiento en el laboratorio, donde se realizará la identificación de especies y cálculo de la biomasa de las especies de mayor porte. Se identificarán las especies formadoras de maërl mediante los caracteres macroscópicos que se han propuesto en la presente tesis doctoral, aunque se recomienda corroborar dicha identificación mediante una examinación detallada de los caracteres anatómicos diagnóstico de al menos algunos ejemplares de cada especie asignada, especialmente de aquellos que presenten estructuras reproductoras. Asimismo, con la muestra de especímenes de maërl recolectados, se estimará el rango de tamaño del maërl (estima del eje más largo de cada espécimen), forma de crecimiento y proporción de morfotipos. Por último, se elaborarán pliegos de herbario de especies representativas o de interés, con objeto de realizar posteriores verificaciones. También se recomienda mantener duplicados en herbario húmedo (en agua de mar formolada al 4%, a 4° C y total oscuridad) para futuras observaciones.

El estudio de seguimiento mediante transectos es útil cuando se quiere verificar un gradiente de alteración provocado por una actividad, como la de los polígonos de cultivo de mejillón. Dado que la extensión potencial del fondo marino alterado por la biodeposición depende de las condiciones hidrodinámicas dominantes, es necesario realizar transectos en diferentes orientaciones respecto al polígono. Previo a los transectos, es recomendable llevar a cabo un reconocimiento previo de los fondos de maërl en el área para determinar los rumbos a tomar en los mismos. Es importante además disponer de un scooter submarino que permita cubrir largas distancias. El muestreo se realizará preferentemente en verano para asegurarse un desarrollo óptimo de la flora asociada y buenas condiciones del mar. Se iniciarán en el punto más impactado (dentro del polígono de bateas) y se rematará en áreas que no presenten signos de alteración, cuya distancia va a depender en gran medida de las condiciones hidrodinámicas del entorno. Durante el transecto se recolectarán 3 réplicas (área de muestreo aproximado 3125 cm³ -25x25x5 cm) cada 50-75 m (dependiendo de los cambios observados en el fondo). De cada réplica se tomarán datos de profundidad, presencia/ausencia de maërl, tipo de sedimento, cobertura de maërl (%), ratio de maërl vivo frente al muerto (%), espesor de capa viva de maërl y cobertura de la flora y macrofauna asociada más representativa. De cada réplica se recolectará una submuestra de maërl y flora asociada, y de cada punto se tomará una muestra de sedimento y otra de salinidad. Fotografías y/o vídeos del transecto serían recomendables para crear un archivo con reportajes gráficos de los fondos de maërl. Las muestras se conservarán en

agua de mar formolada al 4% en frío y oscuridad. El procedimiento de laboratorio es similar al expuesto en el apartado anterior: identificación de la flora asociada, biomasa de las especies de macroalgas más representativas, tamaño y morfotipos de maërl y elaboración de pliegos de herbario.

La tabla 6 resume las principales acciones de estudio que se podrían acometer en las 25 áreas de maërl de interés en la costa gallega con objeto de realizar el seguimiento de las mismas a corto y medio plazo.

Tabla 6. Propuesta de actuaciones en los fondos de maërl de Galicia de espacios protegidos y en las zonas previamente seleccionadas para su conservación a corto y medio plazo.

Ría	Protegida/no protegida.	Zona	Localidad	Estudio de seguimiento	Frecuencia/periodicidad recomendada
Ferrol	LIC "Costa Ártabra"	1	Punta San Martín	Muestreo puntual	Anual
Ferrol	No protegida	2	Punta del Vispón - Punta Redonda	Muestreo puntual	Anual
Muros-Noia	No protegida	3	Ensenada de San Francisco	Muestreo puntual	Anual
Muros-Noia	No protegida	4	Ensenada de Bornalle-Isla de Santa Catalina	Transecto	Anual
Arousa	Parque Nacional "Islas Atlánticas"	5	Archipiélago de Sálvora	Muestreo puntual	Semestral
Arousa	No protegida	6	Playa Carreira-Punta del Castro	Muestreo puntual	Anual
Arousa	No protegida	7	Sinal del Castro-Punta Touro	Muestreo puntual	Anual
Arousa	No protegida	8	Islote Coroso-Ensenada de Palmeira	Muestreo puntual	Anual
Arousa	No protegida	9	Sinal del Maño	Transecto	Anual
Arousa	No protegida	10	Isla Benencia	Muestreo puntual	Anual
Arousa	LIC "Complejo Ons-O Grove"	11	Isla Rúa-Xidoiros-Islote Galiñeiro	Muestreo puntual	Semestral
Arousa	No protegida	12	Sur de A Illa-Bajo Pragueros-Bajo La Lobeira de Cambados	Muestreo puntual	Anual
Arousa	No protegida	13	Bajo Los Esqueiros-Bajo Los Mezos	Muestreo puntual	Anual

Ría	Protegida/no protegida.	Zona	Localidad	Estudio de seguimiento	Frecuencia/periodicidad recomendada
Arousa	No protegida	14	Negreirañas de Tierra, O Grove	Transecto	Anual
Pontevedra y Aldán	Parque Nacional "Islas Atlánticas"	15	Archipiélago de Ons	Muestreo puntual	Semestral
Pontevedra y Aldán	LIC "Complejo Ons-O Grove"	16	Bajo Los Camoucos- Bajo Picamillo	Muestreo puntual	Anual
Pontevedra y Aldán	No protegida	17	Isla Tambo	Muestreo puntual	Anual
Pontevedra y Aldán	No protegida	18	Punta Moa-Aguete	Muestreo puntual	Anual
Pontevedra y Aldán	No protegida	19	Punta Centolleira-Laxe de Herbosa	Transecto	Anual
Pontevedra y Aldán	No protegida	20	Islote Castiñeiro-Punta de Pinténs-Playa de Arnelas	Transecto	Anual
Vigo	Parque Nacional "Islas Atlánticas"	21	Archipiélago de Cíes	Muestreo puntual	Semestral
Vigo	No protegida	22	Bajo Castro de Barra-Ensenada de Liméns	Transecto	Anual
Vigo	No protegida	23	Punta Borneira-Ensenada de Cangas	Muestreo puntual	Anual
Vigo	No protegida	24	As Rodeiras-Con de Pego	Muestreo puntual	Anual
Vigo	No protegida	25	Cabo de Mar-Bouzas	Muestreo puntual	Anual

Medidas de protección para la conservación de fondos de maërl de Galicia.

Se han elaborado una serie de propuestas para la protección de los fondos de maërl gallegos, algunas específicas para las áreas de maërl previamente citadas. También se proponen medidas a nivel europeo que se unen a las ya demandadas por estudios previos (BIOMAERL Team 1999, 2003, Hall-Spencer *et al.* 2008b).

Medidas en Galicia.

1.- Medidas de protección de las especies formadoras.

1.1.- Inclusión de *Mesophyllum sphaericum* en la categoría "en peligro de extinción" en el *Catálogo de Especies Ameazadas de Galicia* ya que hasta el momento se conoce una única población (Isla Benencia, Ría de Arousa) a nivel mundial.

1.2.- Aumentar la categoría de protección de las especies formadoras de maërl *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* en el *Catálogo de Especies Ameazadas de Galicia*, de la categoría "vulnerables" a "sensibles a la alteración de su hábitat", la cual está pendiente de ser desarrollada y regulada por la administración. Dado el lento crecimiento de las especies formadoras y su lenta recuperación frente a cualquier alteración, no deberían considerarse un recurso explotable sino un recurso no renovable.

1.3.- Inclusión de las especies asociadas *Cruoria cruoriaeformis* y *Cladophora rhodolithicola* dentro de la categoría de "sensibles a la alteración de su hábitat" en el *Catálogo de Especies Ameazadas de Galicia*. El área de distribución de estas especies aparece confinado a fondos de maërl, especialmente *C. cruoriaeformis* por su afinidad por el maërl vivo.

2.- Medidas de protección del hábitat.

2.1.- Especificación de los fondos de maërl como un recurso natural no renovable que no debería explotarse. Esta medida debe ser extensible a las áreas de maërl muerto puesto que sirven igualmente de refugio a una gran diversidad asociada y por constituir áreas potenciales de contener maërl vivo.

2.2.- Desarrollo de estudios para la evaluación del impacto de otras actividades que impliquen la alteración del fondo marino tales como el marisqueo y la pesca de arrastre, así como la realización de obras civiles que puedan modificar la dinámica litoral de las rías. La valoración

del impacto biológico en los fondos de maërl por introducción de especies alóctonas debe ser también evaluado por el riesgo de desplazamiento de especies autóctonas.

2.3.- Zonificación adecuada de los fondos de maërl de Galicia para su conservación, basándose en la relevancia biológica que supone en el contexto de las rías gallegas y del Atlántico Peninsular así como en los impactos reconocidos sobre los mismos.

2.4.- Elaboración de medidas de seguimiento de los fondos de maërl así como de la flora y fauna asociada, acorde a las localidades objeto de estudio y las bases metodológicas propuestas en la presente tesis doctoral.

2.5.- Creación de otras áreas LIC, preferentemente en otras rías gallegas donde no aparece contemplado ningún fondo de maërl bajo protección. Se recomienda la inclusión de los fondos de maërl detallados en el apartado anterior del presente capítulo de tesis doctoral.

2.6.- Distinción del fondo de maërl de Isla Benencia (Ría de Arousa) como “área prioritaria de conservación” ya que no se ha reducido durante más de 40 años y contiene la única población que hasta el momento se conoce de la especie formadora de maërl *Mesophyllum sphaericum*.

2.7.- Ampliación y modificación del territorio marítimo de los LICs existentes en Galicia que albergan fondos de maërl. Se recomienda:

a.- Ampliar el LIC “Costa Ártabra” para englobar en su totalidad los fondos de maërl existentes en la Ría de Ferrol (zonas 1 y 2, -Punta San Martín y Punta del Vispón-Punta Redonda).

b.- Ampliar el LIC “Complejo Ons-O Grove” con el objeto de incluir una parte importante de los fondos de maërl situados en la parte sur y suroeste de A Illa de Arousa (Zona 12, -Sur de A Illa-Bajo Pragueros-Bajo La Lobeira de Cambados) que actualmente no goza de protección.

c.- Especificar los fondos de maërl en las descripciones y estudios de biodiversidad del territorio marítimo de estas áreas de la Red Natura 2000.

2.8.- Se recomienda intensificar la protección de los fondos de maërl situados dentro del territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas. Es necesario el seguimiento y control de actividades de marisqueo y pesca realizadas dentro de estas áreas, así como planificar una ordenación del territorio con el objeto de establecer áreas en las que se prohíba el fondeo de embarcaciones de recreo.

2.9.- Señalización detallada de los fondos de maërl en las cartas náuticas de las rías, como sustrato marino de importancia ecológica.

2.10.- Mayor divulgación y concienciación social del papel ecológico e interés biológico que tienen estos hábitat marinos en las rías gallegas, como áreas de gran diversidad y zonas de reclutamiento de especies de valor comercial.

Medidas a nivel europeo.

1.- Especificación del hábitat "Fondos de maërl" dentro del Anexo I de la Directiva Habitat y su reconocimiento como hábitat prioritario dada su importancia ecológica dentro de los ecosistemas costeros europeos, su alta sensibilidad y escaso potencial de recuperación frente a diversas alteraciones. La naturaleza carbonatada de los fondos de maërl lo hacen además especialmente sensible a procesos de acidificación del mar derivados del cambio climático. Se recomienda que esta medida sea extensible a los fondos de maërl compuestos mayoritaria o totalmente por maërl muerto ya que siguen manteniendo una elevada diversidad asociada y por ser áreas potenciales de contener maërl vivo.

2.- Inclusión de otras especies formadoras de fondos de maërl europeos ya que hasta ahora sólo se contemplan *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*. Es necesario contemplar *Mesophyllum sphaericum* como nueva especie formadora, restringida a un único banco de maërl de la Ría de Arousa.

3.- Ascenso de categoría de protección de las especies formadoras de maërl en Europa del actual Anexo V ("especies cuya explotación puede ser objeto de medidas de gestión") al Anexo II ("especies que para su conservación se requiere designar áreas especiales de conservación"). El maërl no debe considerarse explotable ya que su lento crecimiento y su lenta recuperación frente a cualquier alteración lo hace un recurso no renovable.

4.- Impulsar la protección de los fondos de maërl mediante el establecimiento de áreas marinas protegidas en la Unión Europea y en la región OSPAR.

5.- Promover la realización de estudios de seguimiento simultáneos a nivel europeo en fondos de maërl representativos de cada región.

F. Publicaciones.

A continuación se adjuntan tres trabajos relacionados con el estado de conservación de los bancos de maërl en Galicia:

1. Maërl community in the northwestern Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. 2008a. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18: 339-366.
2. *Chrysomenia wrightii* (Rhodymeniales, Rhodophyta) a new non-native species for the European Atlantic coast. 2008. *Aquatic Invasions*, 3(4): 367-375.
3. Present distribution and possible vectors of introductions of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe. 2008. *Aquatic Invasions*, 3(4): 377-394.

1.- Maërl community in the northwestern Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. 2008a. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18: 339-366.

Resumen:

Se presenta una revisión de los estudios florísticos realizados sobre la comunidad de maërl en Galicia (NO Península Ibérica), y una actualización de la distribución de los bancos de maërl y flora asociada en Galicia. La comunidad de maërl en Galicia ha sido poco estudiada. La mayoría de los estudios realizados son de carácter puntual en bancos de maërl específicos, por lo que se ha visto necesario realizar un estudio acerca de la distribución general de los bancos de maërl en Galicia y su flora asociada, contextualizando dicha información a nivel europeo. La revisión de todos los trabajos realizados han generado un total de 198 especies asociadas al maërl de Galicia (204 táxones infraespecíficos), procedentes de un total de 111 bancos de maërl. Los muestreos realizados durante 2003-2006 han incrementado la epiflora de maërl en Galicia a 226 especies (232 táxones infraespecíficos): 9 Cyanophyta, 160 Rhodophyta, 36 Heterokontophyta y 27 Chlorophyta. También se detectaron 10 especies alóctonas. El listado de especies obtenido para la epiflora de maërl en Galicia se ha comparado con la flora asociada registrada en otras regiones europeas del Atlántico y Mediterráneo. Por otra parte, con objeto de evaluar cambios a largo plazo en los bancos de maërl gallegos y su estado de conservación, se ha re-muestreado un total de 60 bancos citados en la bibliografía. La comparación de la distribución, extensión y cobertura actual de maërl con los datos previos indicó una reducción en la extensión y cobertura de varios bancos de maërl. Algunos de estos bancos afectados están situados dentro o en las proximidades de áreas de acuicultura, en las cuales el enterramiento del maërl por incremento de la deposición de sedimento fino causa un efecto perjudicial sobre el maërl.

AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS

Aquatic Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. **18**: 339–366 (2008)

Published online 3 August 2007 in Wiley InterScience
(www.interscience.wiley.com) DOI: 10.1002/aqc.847

REVIEW ARTICLE

Maërl community in the north-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes

VIVIANA PEÑA* and IGNACIO BÁRBARA

Department of Animal Biology, Vegetal Biology and Ecology, Faculty of Sciences, A Coruña University, A Coruña, Spain

ABSTRACT

1. A review of floristic studies on the Galician maërl community (north-west Spain) and updated information on the distribution of maërl beds, their associated flora and long-term changes is presented.

2. The Galician maërl community has been poorly studied; most of the previous studies were of short duration and focused on isolated beds. Studies on the associated maërl flora and overall Galician maërl bed distribution are required to put these in context with other Atlantic and Mediterranean European areas.

3. A literature review of all Galician studies produced a list of 198 maërl associated species (204 infraspecific taxa including life history stages) recorded from a total of 111 maërl beds. The current survey (2003–2006) increased the Galician maërl epiflora records to 226 species (232 intraspecific taxa including life history stages: 9 Cyanophyta, 160 Rhodophyta, 36 Heterokontophyta and 27 Chlorophyta), highlighting the occurrence of 10 non-native species. The current Galician catalogue is compared with maërl studies from different Atlantic and Mediterranean regions.

4. In order to assess the long-term changes in Galician maërl beds and their conservation status, 60 maërl beds which have been previously studied by various different workers were resampled to compare their current distribution, area and cover with historical data from the literature.

5. A reduction in the study area of maërl beds and their cover was detected. Most of the lost maërl areas were within or in the vicinity of mytiliculture areas where burial of maërl by fine sediment has a deleterious effect.

Copyright © 2007 John Wiley & Sons, Ltd.

Received 27 February 2006; Revised 20 December 2006; Accepted 4 February 2007

KEY WORDS: maërl; rhodolith; seaweeds; catalogue; Galicia; Spain; conservation

*Correspondence to: Viviana Peña, Laboratorio de Algas Marinas, Facultad de Ciencias, Campus de A Zapateira, S/N 15071, A Coruña, Spain. E-mail: vpena@udc.es

INTRODUCTION

Maërl is formed subtidally by the accumulation of loose-lying and non-geniculate coralline red algae which grow very slowly (Adey and McKibbin, 1970; Cabioch, 1974; Potin *et al.*, 1990; Blake and Maggs, 2003). The highly branched morphology of rhodoliths creates a complex three-dimensional matrix (Bosence, 1983) that provides a wide range of ecological niches. Maërl beds are one of the more important marine habitats because of their high species diversity with some species reported only from maërl communities (Birkett *et al.*, 1998). Environmental factors (water depth and quality, substratum composition, wave exposure regime, tidal currents and salinity) restrict the distribution of maërl beds (Jacquotte, 1962; Cabioch, 1968; Birkett *et al.*, 1998; Grall, 2003). Anthropogenic impacts such as eutrophication, heavy metal pollution from sewage discharges, bottom fisheries, aquaculture, dredging and invasions by non-native species as well as maërl harvesting for use as a soil conditioner and as an animal fodder additive, and in the pharmaceuticals, cosmetics and medical industries, affect seriously the structure and species richness of the maërl community (Grall and Glémarec, 1997; De Grave *et al.*, 2000; Hall-Spencer and Moore, 2000; Bordehore *et al.*, 2003; Grall, 2003; Grall and Hall-Spencer, 2003; Hall-Spencer *et al.*, 2003, 2006; Barberá *et al.*, 2003; Kamenos *et al.*, 2003; Wilson *et al.*, 2004). In order to conserve the maërl community, the more common maërl-forming algae species (*Lithothamnion corallioides* and *Phymatolithon calcareum*) were listed in Annex V of European Community Habitats Directive 1992 as species whose exploitation requires management, and the maërl community is an important feature of Natura 2000 sites. It is included in two specific marine habitats ('sandbank covered by seawater all the time' and 'large shallow inlets and bays'), both habitats listed under Annex I of the Habitats Directive that allows for Special Areas of Conservation (SACs) to be identified. Maërl is also defined in the European Nature Information System (EUNIS) under different habitats ('Seaweeds and maërl on coarse shallow-water sediments' (A4.61), and 'Maërl beds on shallow-water muddy mixed sediments' (A4.62)).

European maërl beds show floristic and faunistic variations, including differences in coralline and epiphytic algal species, related to latitude. Northern Atlantic maërl beds are formed of *Lithothamnion tophiforme* Unger, *L. glaciale* Kjellman and *Phymatolithon calcareum* (Gunnarsson, 1977; Gunnarsson and Jónsson, 2002; Grall, 2003; Adey *et al.*, 2005). The latter species appears mixed with *Lithothamnion corallioides* in the west coast of Ireland (Birkett *et al.*, 1998; Blake and Maggs, 2003). Along the warm-temperate north-east Atlantic (subregion 1 *sensu* Hoek and Breeman, 1990) the maërl beds are composed of *P. calcareum* and *L. corallioides* (Cabioch, 1966, 1974; Adey and McKibbin, 1970; Afonso-Carrillo and Gil-Rodríguez, 1982; Potin *et al.*, 1990; Haroun *et al.*, 2002) which are sometimes accompanied by *Lithophyllum incrustans* in Brittany (Grall, 2003). In the Azores Archipelago, maërl beds are formed of *Phymatolithon calcareum*, *Spongites fruticulosus* Kützting and *Titanoderma corallinae* (P.H. Crouan and H.M. Crouan) Woelkerling, Chamberlain and Silva (Rosas *et al.*, 2006). Mediterranean maërl beds are composed of *L. corallioides* and *P. calcareum* but also with *Lithothamnion valens* Foslie, *Lithophyllum racemus* (Lamarck) Foslie, *Lithophyllum duckerae* Woelkerling and *Lithothamnion minervae* Basso (Feldmann, 1943; Huvé, 1956; Ballesteros, 1988, 1994; Soto, 1990; Basso *et al.*, 1996; Basso, 1998; BIOMAERL team, 1999; Mannino *et al.*, 2002; Bordehore *et al.*, 2003).

In the north-west of the Iberian Peninsula, maërl beds are formed of *L. corallioides* and *P. calcareum* (Donze, 1968; Adey and McKibbin, 1970; Otero-Schmitt and Pérez-Cirera, 2002; Bárbara *et al.*, 2004; Peña and Bárbara, 2004, 2006b,c). In Galicia the main populations are typically located along the central channel of the rias where the currents are strong, in water depths ranging from 5 to 35 m, frequently in gravelly areas mixed with broken shells, pebbles but also on sandy and clayey ria beds (Figure 1).

Studies on the epiphytic flora of Atlantic maërl beds have been carried out in the British Isles and Brittany (Jacquotte, 1962; Cabioch, 1969; Bouxin and Dizerbo, 1971; Blunden *et al.*, 1977, 1981; Farnham and Jephson, 1977; Maggs, 1983; Maggs and Guiry, 1987, 1989; Hily *et al.*, 1992;

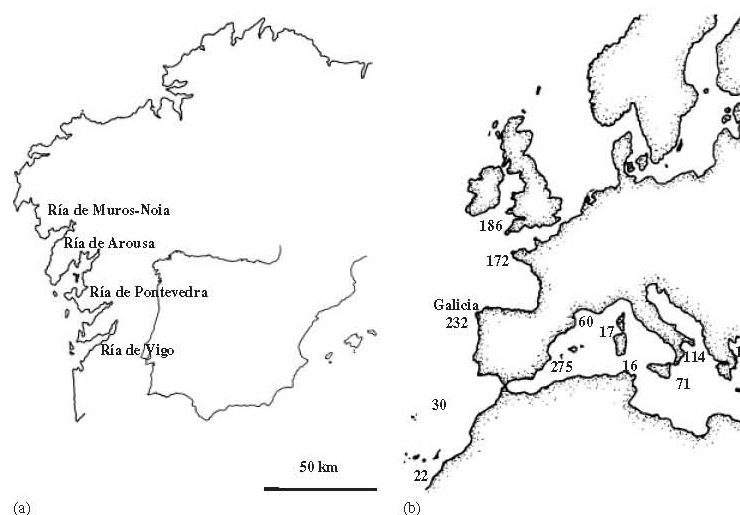


Figure 1. (a) Location of the southern Galician rias. (b) Number of infraspecific taxa (including life history stages) growing on maërl beds in the Atlantic (the British Isles, Brittany, Galicia, the Madeira Archipelago and the Canary Islands) and Mediterranean areas (Spain, France, Corsica, Italy, Malta, Tunisia and the Aegean Sea).

Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL team, 1999; De Grave and Whitaker, 1999; De Grave *et al.*, 2000), in the Madeira Archipelago (Cabioc'h, 1974) and the Canary Islands (Afonso-Carrillo and Gil-Rodríguez, 1982; Ballesteros, 1993; Hernández-González *et al.*, 2004). Surveys of the maërl community in the Azores Archipelago are currently under way (Neto, *pers. comm.*); therefore this area has not been included in the present study. The Mediterranean maërl epiflora was studied by Jacquotte (1962), Giaccone (1965), Boudouresque (1984), Gómez *et al.* (1986), Ballesteros (1988, 1992, 1994), Soto (1990), Basso (1998), BIOMAERL team (1999), Mannino *et al.* (2002) and Bordehore *et al.* (2003). Compared with the rest of the European coasts, the Galician maërl community to date has been poorly studied. Studies on Galician maërl beds have been carried out only in the southern rias (Rías Baixas area). Information on the flora is scarce as these studies were of short duration and restricted to isolated locations, for example Miranda (1934), Donze (1968), Seoane-Camba and Campo-Sancho (1968), Otero-Schmitt and Pérez-Cirera (2002) and Bárbara *et al.* (2004). Therefore floristic studies and mapping of new maërl beds along northern Galicia are required to enable these communities to be put in context with the other Atlantic European areas. Moreover, present-day studies on biological aspects have been only partially carried out. Thus, the current research projects aim to improve the knowledge of the Galician maërl community and contribute to their nature conservation and biogeographical context.

MATERIALS AND METHODS

All the literature on Galician maërl communities (a total of 24 studies) was reviewed to obtain a detailed catalogue of associated epiflora on maërl beds and the location of maërl beds (Table 1; Appendices 1–4).

Floristic data were compared with similar Atlantic studies carried out in the British Isles, Brittany, the Madeira Archipelago and the Canary Islands. Information from studies in different Mediterranean areas (Spain, France, Corsica, Italy, Malta, Tunisia and the Aegean Sea) was included and also compared with new information for the Galician maërl community (Figure 1(b); Table 2; Appendices 1–4). A comprehensive catalogue of maërl-associated species from this region was constructed, and the current number of maërl beds along the southern rías is also provided.

In order to assess the long-term changes in the Galician maërl beds and their current conservation status, 60 maërl beds previously studied during recent decades by various workers were resampled (Figures 3 and 4; Table 3). Information on maërl beds provided in the literature for the Ría de Arousa (Cadée, 1968; Donze, 1968; Mora, 1980), the Ría de Pontevedra (Hamel, 1928; Miranda, 1934) and the Ría de Vigo (Seoane-Camba, 1960; Seoane-Camba and Campo-Sancho, 1968; Niell, 1970) is compared with data obtained from the current study (November 2003 to June 2006). The Ría de

Table 1. Number of algal species from previous and current studies. Literature from the Ría de Muros-Noia (Otero-Schmitt, 1993; Otero-Schmitt and Pérez-Cirera, 2002), the Ría de Arousa (Donze, 1968; Cadée, 1968; Bárbara *et al.*, 2002, 2004; Peña and Bárbara, 2006b), the Ría de Pontevedra (Hamel, 1928; Miranda, 1934; Valenzuela and Pérez-Cirera, 1982; Peña and Bárbara, 2006b) and the Ría de Vigo (Seoane-Camba, 1960; Seoane-Camba and Campo-Sancho, 1968; Niell, 1970; BIOMAERL team, 1999; Peña and Bárbara, 2006b)

	Ría de Muros-Noia		Ría de Arousa		Ría de Pontevedra		Ría de Vigo		Galicia	
	Literature	Current	Literature	Current	Literature	Current	Literature	Current	Literature	Current
<i>Total of species</i>	42	74	193	214	89	125	101	164	204	232
Cyanophyta	0	1	3	8	1	1	1	4	3	9
Rhodophyta	33	57	142	151	71	99	82	123	148	160
Heterokontophyta	7	9	29	34	10	15	8	19	31	36
Chlorophyta	2	7	19	21	7	10	8	18	22	27

Table 2. Number of infraspecific taxa (life history stages included) of Cyanophyta, Rhodophyta, Heterokontophyta and Chlorophyta from the British Isles (Farnham and Jephson, 1977; Blunden *et al.*, 1981; Maggs, 1983; Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL team, 1999; De Grave and Whitaker, 1999; De Grave *et al.*, 2000), Brittany (Jacquotte, 1962; Cabioch, 1969; Blunden *et al.*, 1977, 1981; Maggs and Guiry, 1987, 1989; Hily *et al.*, 1992; BIOMAERL team, 1999), Galicia (current study), the Madeira Archipelago (Cabioch, 1974), the Canary Islands (Ballesteros, 1993; Hernández-González *et al.*, 2004), Mediterranean coast of Spain (Gómez *et al.*, 1986; Ballesteros, 1988, 1994; Soto, 1990; BIOMAERL team, 1999; Bordehore *et al.*, 2003), Mediterranean coast of France, Corsica, Tunisia and the Aegean Sea (Jacquotte, 1962), Italy (Basso, 1998; Mannino *et al.*, 2002) and Malta (BIOMAERL team, 1999)

	Cyanophyta	Rhodophyta	Heterokontophyta	Chlorophyta	Total
The British Isles	1	132	30	23	186
Brittany	4	111	43	14	172
Galicia	9	160	36	27	232
The Madeira Archipelago	0	24	2	4	30
The Canary Islands	0	13	4	5	22
Mediterranean Spain	3	197	44	31	275
Mediterranean France	0	38	14	8	60
Corsica	0	10	4	3	17
Italy	4	79	21	10	114
Malta	1	44	15	11	71
Tunisia	0	10	3	3	16
The Aegean Sea	0	10	3	3	16

Muros-Noia has not been included since the previous literature (Otero-Schmitt, 1993; Otero-Schmitt and Pérez-Cirera, 2002) is relatively recent and not suitable to detect long-term changes in maërl populations; for this study only the information provided in works carried out more than 20 years ago has been considered.

The maërl beds were revisited using the marine charts and the depth range provided in the literature and were relocated using GPS. They were sampled by dredging (dredge with mouth 40 cm wide by 20 cm height and a mat of 30 cm long) and scuba diving (Figure 2). In total 911 surveys were carried out on the Galician maërl beds (719 dredging and 192 scuba diving surveys). From the total, 385 surveys were included in the study of the long-term changes: 282 in the Ría de Arousa, 48 in the Ría de Pontevedra and 55 in the Ría de Vigo. Dredging transects consisted of 30–40 m long tracks, and the extent of each maërl bed area was determined using radial dredging surveys from the centre of known maërl sites. Adjacent maërl beds were considered as separate when the distance between them was more than 200 m. Bed features such as the maërl cover (%), the alive/dead maërl ratio, substratum, depth and salinity were recorded. These data were confirmed *in situ* by scuba diving and three replicate $25 \times 25 \text{ cm}^2$ quadrats were collected and the live maërl layer depth was recorded in order to evaluate the conservation status. The vicinity to anthropogenic activities such as the extensive mussel cultures (represented by polygons in Figure 4) was also considered when comparing current data with the information provided by previous workers (Figures 3 and 4). Both samples (obtained by dredging and scuba diving) were examined in the laboratory to identify the associated flora and the specific composition of the maërl-forming species in order to complete and to update the catalogue of the Galician maërl beds.

Table 3. Comparison between the maërl cover (%) in beds of the Ría de Arousa, the Ría de Pontevedra and the Ría de Vigo reported from the literature and the current study

	Literature studies (1930–1980)					Current studies (2003–2006)				
	0	<5	5–25	25–75	75–100	0	<5	5–25	25–75	75–100
Ría de Arousa	—	—	13	23	10	6	—	11	11	18
Ría de Pontevedra	—	—	—	6	—	1	—	3	2	—
Ría de Vigo	—	3	—	3	2	3	—	2	1	2
Total	—	3	13	32	12	10	—	16	14	20

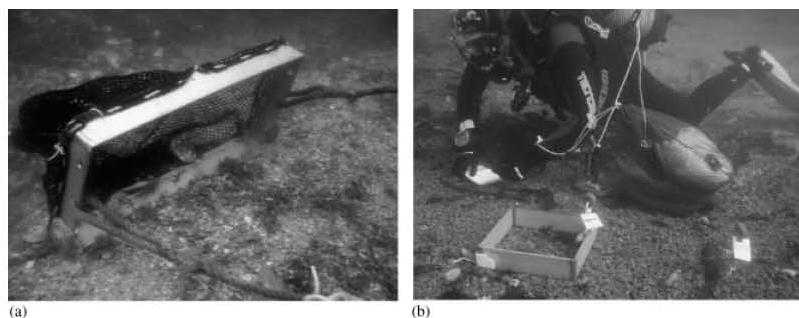


Figure 2. (a) Dredging on the maërl bed. (b) Collection of samples by scuba diving.

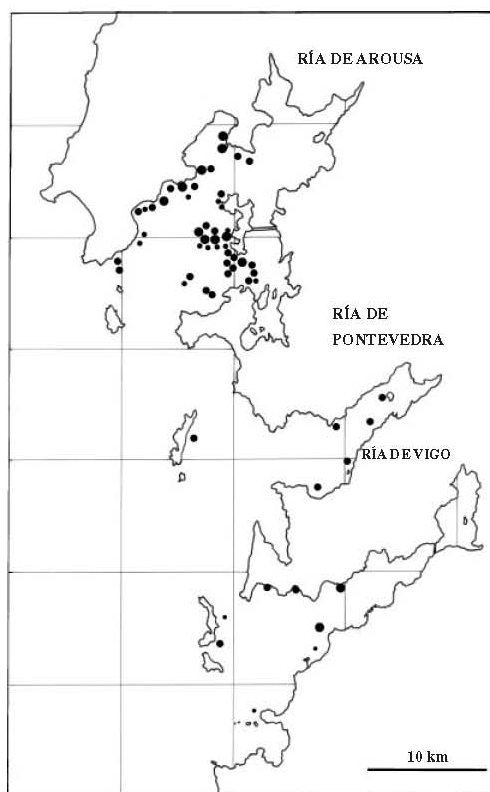


Figure 3. Distribution and cover of maërl beds in the Ría de Arousa, the Ría de Pontevedra and the Ría de Vigo provided in the literature. Cover: ○, 0%; •, <5%; ●, 5-25%; ●, 25-75%; ●, 75-100%.

RESULTS

Floristic and mapping study

Several studies on taxonomy, physiology, ecology and biodiversity of maërl beds have been undertaken on the Galician coast. In the Ría de Vigo, Adey and McKibbin (1970) identified anatomical differences between *Lithothamnion corallioides* and *Phymatolithon calcareum* and showed that they both have very slow growth rates (0.1 mm yr^{-1} for *L. corallioides* and 0.55 mm yr^{-1} for *P. calcareum*). Peña and Bárbara (2004) described the morphology and microscopical features of both species on the Galicia coast whilst several other authors (Mora, 1980; BIOMAERL team, 1999; Barberá *et al.*, 2003; Peña *et al.*, 2006)



Figure 4. Current distribution and cover of maërl beds provided in the literature for Ría de Arousa, Ría de Pontevedra and Ría de Vigo. Polygons represent the aquaculture areas in the rias assigned by the Government. Maërl beds totally degraded (arrows). Cover: ○, 0%; +, <5%; ●, 5-25%; ●, 25-75%; ●, 75-100%.

focused their researches on the Galician maërl ecology, biodiversity and the negative anthropogenic impact of aquaculture on the maërl and its associated fauna.

The first record in the literature of Galician maërl and associated flora is Hamel (1928) who reported *Phymatolithon calcareum* with *Peyssonnelia dubyi* entangled in a fishing net from the Ría de Pontevedra. In the same ría, Miranda (1934) recorded 16 species from the dredge samples collected from six maërl beds characterized by *P. calcareum*, and highlighted *Cruoria cruoriaeformis* as particularly common. Valenzuela and Pérez-Cirera (1982) in re-examining Miranda's herbarium added *Dudresnaya verticillata* to the list. More recently, Peña and Bárbara (2006b) reported 88 algal species from 17 maërl beds in this ría.

In the Ría de Vigo, 27 species were recorded from eight maërl beds (Seoane-Camba, 1960; Seoane-Camba and Campo Sancho, 1968; Niell, 1970), although BIOMAERL team (1999) and Barberá *et al.* (2003) only reported a provisional list of 16 species from the same ría. Recently, Peña and Bárbara (2006b) increased the total to 101 species from 24 maërl beds.

The Ría de Arousa was first studied by Cadée (1968) who produced a distribution map of maërl beds which occur in the marginal deep zone of the ría. Based on this study, Donze (1968) reported 99 algal species from maërl beds, highlighting the first record of *Lithothamnion corallioides* for the Galician maërl communities. Moreover, Donze (1968) and Koldijk (1968) both pointed out that large parts of the sandy bottom were covered by maërl beds. Recently Bárbara *et al.* (2002, 2004) and Peña and Bárbara (2006c) reported 70 and 137 species, respectively, in two different maërl beds from this ría. They found interesting elements of the Galician seaweed flora such as *Colacodictyon reticulatum*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Symphycarpus strangulans* and *Desmarestia dudresnayi*. Thus a large proportion of the historical knowledge of Galician maërl communities comes from studies in the Ría de Arousa with a total of 193 species recorded from 60 maërl beds (Table 1).

In the Ría de Muros-Noia, Otero-Schmitt (1993) and Otero-Schmitt and Pérez-Cirera (2002) found 42 species in six maërl beds located in the outer part of the ría. However, the recorded associated flora has increased to 74 species due to the current research projects.

Taking into account all the literature (Table 1), a preliminary catalogue of seaweeds growing on Galician maërl beds which contains 198 species (204 infraspecific taxa including life history stages: 3 Cyanophyta, 148 Rhodophyta, 31 Heterokontophyta and 22 Chlorophyta) can be completed. The present survey has resulted in the addition of a further 28 species, making a total of 226 species (232 infraspecific taxa including life history stages: 9 Cyanophyta, 160 Rhodophyta, 36 Heterokontophyta and 27 Chlorophyta; Appendices 1–4). Significantly, there is a high number of non-native species present in the Galician maërl beds. Most of them, such as *Dasya sessilis*, (which is a recent new record for the Atlantic European coast) (Peña and Bárbara, 2006a), *Heterosiphonia japonica*, *Neosiphonia harveyi*, *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida* and *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* are frequent and abundant on this coralline substratum.

Previous studies carried out in the Galician southern rías reported 111 maërl beds. The current study identified a further 31 new maërl beds in Galicia, giving a total of the known Galician maërl beds as 142: 7 in the Ría de Muros, 64 in the Ría de Arousa, 38 in the Ría de Pontevedra and 33 in the Ría de Vigo.

Long-term changes

Comparing both maps (Figures 3 and 4) and Table 3 a reduction in both the maërl cover and the extent of beds is seen. In the Ría de Arousa, six from a total of 46 maërl beds recorded in the literature are totally degraded and four maërl beds have decreased in extent and maërl cover. In the Ría de Pontevedra, one maërl bed has deteriorated from a total of six and the maërl cover and extent of three maërl beds has been reduced. In the Ría de Vigo, three of eight maërl beds have disappeared and the maërl cover of two beds has decreased. In total, ten Galician maërl beds have deteriorated and another nine beds are decreased in extent and maërl cover. In total, 19 maërl beds have been partially or totally degraded (Figure 4, arrows), and 12 of these are located within or in the vicinity of the mytiliculture areas (Figure 4, polygons).

DISCUSSION

The current list of the Galician associated maërl flora (Table 2; Appendices 1–4; Figure 1) was compared with those for four Atlantic regions: the British Isles (Farnham and Jephson, 1977; Blunden *et al.*, 1981; Maggs, 1983; Birkett *et al.*, 1998; BIOMAERL team, 1999; De Grave and Whitaker, 1999; De Grave *et al.*, 2000), Brittany (Jacquotte, 1962; Cabioch, 1969; Blunden *et al.*, 1977, 1981; Maggs and Guiry, 1987, 1989; Hily *et al.*, 1992; BIOMAERL team, 1999), the Madeira Archipelago (Cabioch, 1974) and the Canary

Islands (Ballesteros, 1993; Hernández-González *et al.*, 2004). Galicia has the highest number of species followed by the British Isles (186) and Brittany (172). The Madeira Archipelago and the Canary Islands have much lower numbers of species (30 and 22 species, respectively), but this is in part at least due to the scarcity of comprehensive studies carried out in these areas (Ballesteros, 1993; Neto *et al.*, 2001; Hernández-González *et al.*, 2004). The Galician maërl beds have 144 species in common with Atlantic maërl beds (104 Rhodophyta, 25 Heterokontophyta, 15 Chlorophyta) such as representative species from this community *Cruoria rosea* stage, *Gelidium maggsiae*, *Gracilaria multipartita*, *Hypnea musciformis*, *Scinaia interrupta*, *Cutleria multifida* and *Aglaozonia parvula* stage; and 88 species not recorded in other Atlantic regions (9 Cyanophyta, 56 Rhodophyta, 11 Heterokontophyta and 12 Chlorophyta).

Within the Mediterranean maërl communities, Spanish beds have 275 associated species (Gómez *et al.*, 1986; Ballesteros, 1988, 1994; Soto, 1990; BIOMAERL team, 1999; Bordehore *et al.*, 2003), whereas in Italy less than half this number 114 species are reported (Basso, 1998; Mannino *et al.*, 2002). Other Mediterranean areas (Jacquotte, 1962; BIOMAERL team, 1999) where maërl beds occur are France (60 species), Corsica (17 species), Malta (71 species), Tunisia (16 species) and the Aegean Sea (16 species). Comparing the algal species of Mediterranean maërl beds with Galician ones, 103 species are recorded in both regions (75 Rhodophyta, 14 Heterokontophyta, 14 Chlorophyta). Examples of seaweeds in common are *Cryptonemia lomation*, *Dasya ocellata*, *Drachiella minuta*, *D. spectabilis*, *Haematocelis rubens* stage, *Stylonema cornu-cervi*, *Desmarestia dudresnayi* and *Codium vermilara*. Whereas 128 species recorded in Galician maërl beds are not included in Mediterranean maërl catalogues (9 Cyanophyta, 84 Rhodophyta, 22 Heterokontophyta and 13 Chlorophyta).

In both regions, Atlantic and Mediterranean, the Rhodophyta is the dominant group (Table 2). In the case of the Galician maërl beds, the Rhodophyta represents 70% of the total associated flora. Similar results were reported by Maggs (1983), Hily *et al.* (1992), Birkett *et al.* (1998) and BIOMAERL Team (1999).

Both Atlantic and Mediterranean maërl beds, have 78 species in common with Galician beds (58 Rhodophyta, 11 Heterokontophyta and 9 Chlorophyta) such as *Acrosorium ciliolatum*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Gelidiella calcicola*, *Halarachnion ligulatum*, *Kallymenia reniformis*, *Nitophyllum punctatum*, *Peyssonnelia dubyi*, *Plocamium cartilagineum*, *Rhodophyllis divaricata*, *Rhodomenia pseudopalmata*, *Spermothamnion repens*, *Stenogramme interrupta*, *Dictyota dichotoma* and *Umbraulva olivascens*. However, 63 species (9 Cyanophyta, 38 Rhodophyta, 9 Heterokontophyta and 7 Chlorophyta) occurred only in the Galician maërl beds, including *Bonnemaisonia clavata*, *Chondria scintillans*, *Colacodictyon reticulatum*, *Drachiella spectabilis*, *Dasya sessilis*, *Erythrogllossum lusitanicum*, *Haematocelis fissurata* stage, *Haraldiophyllum bonnemaisonii*, *Tiffaniella capitata*, *Monostroma obscurum* and *Undaria pinnatifida*.

The high occurrence of non-native species on the Galician maërl beds (10 from 14 known species in Galicia, Bárbara *et al.*, 2005) is coincident with the intensive aquaculture (Ribera and Boudouresque, 1995; Eno *et al.*, 1997; Verlaque, 2002; ICES, 2005) which is widespread along the southern rias of Galicia.

The study of long-term changes in the Galician maërl beds confirmed that 19 maërl beds are partially or totally degraded (Figure 4, arrows). Most of the them (12 of 19 beds) are located within or in the vicinity of the mytiliculture areas (Figure 4, polygons). Other studies (Mora, 1980; BIOMAERL team, 1999; Barberá *et al.*, 2003; Peña *et al.*, 2006) have highlighted the negative impacts of aquaculture on maërl communities, due to the increased deposition of detritus and fine sediment derived from mussel cultures which settles out on the substratum, resulting in the burial and decline of maërl abundance. Adey and McKibbin (1970), BIOMAERL team (1999), De Grave and Whitaker (1999), Grall and Hall-Spencer (2003) and Wilson *et al.* (2004) have all linked the deposition of these fine sediments with a reduction in water movement and restriction of gaseous exchange around the maërl. The changes in the Galician maërl beds with a reduction in cover, degradation and disappearance of some maërl beds especially those within or in the vicinity of mussel aquaculture areas have important implications for their conservation.

Continuing studies to record their total distribution of maërl beds along the Galician coast, and completion of the list of maërl associated flora from this Iberian region are essential. Future biological and wider environmental monitoring of the Galician maërl beds will also help to determine the range of environmental factors that affect deleteriously the maërl bed condition and thus put in place measures such as designated marine protected areas to ensure their conservation.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful with both anonymous referees and the chief editor Dr John M. Baxter for their helpful comments and corrections. We also thank Pilar Díaz, Marta Tbaldo, Javier Cremades and Oscar Freire for helping us in the fieldwork. This study is a contribution to the projects PGDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER).

REFERENCES

- Adey WH, McKibbin DL. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in the Ría de Vigo. *Botanica Marina* 13: 100–106.
- Adey WH, Chamberlain YM, Irvine LM. 2005. An SEM-based analysis of the morphology, anatomy, and reproduction of *Lithothamnium tophiforme* (Esper) Unger (Corallinales, Rhodophyta), with a comparative study of associated North Atlantic Arctic/Subarctic Melobesioideae. *Journal of Phycology* 41: 1010–1024.
- Afonso-Carrillo J, Gil-Rodríguez MC. 1982. Sobre la presencia de un fondo de 'Maërl' en las Islas Canarias. *Collectanea Botanica* 13: 703–708.
- Ballesteros E. 1988. Composición y estructura de los fondos de maërl de Tossa de Mar (Gerona, España). *Collectanea Botanica* 17: 161–182.
- Ballesteros E. 1992. Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Ballesteros E. 1993. Algunas observaciones sobre las comunidades de algas profundas en Lanzarote y Fuerteventura (Islas Canarias). *Vieraea* 22: 17–27.
- Ballesteros E. 1994. The deep-water *Peyssonnelia* beds from the Balearic Islands (Western Mediterranean). *Marine Ecology* 15: 233–253.
- Bárbara I, Cremades J, Veiga AJ, Varela C, Dosil J, Calvo S, Peña V. 2002. Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 7814–7892. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59: 292–297.
- Bárbara I, Cremades J, Veiga AJ. 2004. A floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Arousa ría (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis* 28: 35–46.
- Bárbara I, Cremades J, Calvo S, López-Rodríguez MC, Dosil J. 2005. Checklist of the benthic and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62: 69–100.
- Barberá C, Bordehore C, Borg JA, Glémarec M, Grall J, Hall-Spencer JM, De la Huz CH, Lanfranco E, Lastra M, Moore PG, Mora J, Pita ME, Ramos-Esplá AA, Rizzo M, Sánchez-Mata A, Seva A, Schembri PJ, Valle C. 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 65–76.
- Basso D. 1998. Deep rhodolith distribution in the Pontian Islands, Italy: a model for the paleoecology of a temperate sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 137: 173–187.
- Basso D, Fravega P, Vannucci G. 1996. Fossil and living corallinaceans related to the Mediterranean endemic species *Lithophyllum racemus* (Lamarck) Fosl. *Facies* 35: 275–292.
- BIOMAERL team. 1999. Final report. BIOMAERL project. University Marine Biological Station, Isle of Cumbrae.
- Birkett DA, Maggs CA, Dring MJ. 1998. Maërl Biotopes (V). An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science, UK Marine SACs Project.
- Blake C, Maggs CA. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maërl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia* 42: 606–612.
- Blunden G, Farnham WF, Jephson N, Fenn RH, Plunkett BA. 1977. The composition of maërl from the Glenan Islands of Southern Brittany. *Botanica Marina* 20: 121–125.
- Blunden G, Farnham WF, Jephson N, Barwell CJ, Fenn RH, Plunkett BA. 1981. The composition of maërl beds of economic interest in Northern Brittany, Cornwall and Ireland. *Proceedings of the Xth International Seaweed Symposium*. W. de Gruyter: Berlin; 651–656.

- Bordehore C, Ramos-Esplá AA, Ríosmena-Rodríguez R. 2003. Comparative study of two maërl beds with different otter trawling history, SE Iberian Peninsula. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **13**: 543–554.
- Bosence DW. 1983. Coralline algal reef frameworks. *Journal of the Geological Society of London* **140**: 365–376.
- Boudouresque CF. 1984. Groupes écologiques d'algues marines et phytocénoses benthiques en Méditerranée Nordoccidentale: une revue. *Giornale Botanico Italiano* **118**: 7–42.
- Bouxin H, Dizerbo AH. 1971. Les algues de l'Archipel des Glénan (Finistère). *Botanica Rhedonica* **10**: 199–226.
- Cabioch J. 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux Mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Botanica Marina* **9**: 33–53.
- Cabioch J. 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* **9**: 642–669.
- Cabioch J. 1969. Les fonds de maërl de la baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers de Biologie Marine* **10**: 139–161.
- Cabioch J. 1974. Un fond de maërl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Société Phycologique de France* **19**: 74–82.
- Cadée GC. 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ría de Arosa, Galicia, Spain. *Zoologische Verhandlungen* **95**: 1–46.
- Cotton AD. 1912. Clare Island Survey. 15. Marine Algae. *Proceedings of the Royal Irish Academy* **31**: 1–178.
- De Grave S, Whitaker A. 1999. A census of maërl beds in Irish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **9**: 303–311.
- De Grave S, Fazakerley H, Kelly L, Guiry MD, Ryan M, Walshe J. 2000. A study of selected maërl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Marine Resource Series* **10**: 1–44.
- Donze M. 1968. The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW Spain). *Bhumea* **16**: 159–192.
- Eno CN, Clark RA, Sanderson WG. 1997. Non-native species in British waters: a review and directory. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, England.
- Farnham WF, Jephson NA. 1977. A survey of the maërl beds of Falmouth (Cornwall). *British Phycological Journal* **12**: 119.
- Feldmann J. 1943. Contribution à l'étude de la flore marine de profondeur sur les côtes d'Algérie. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord* **34**: 150–157.
- Giaccone G. 1965. Le fitocenosi marine nel settore rosso di Capo Zafferano (Palermo). *Lavori dell'Istituto Botanico di Palermo* **22**: 5–71.
- Gómez A, Ribera A, Chacartegui G. 1986. Estudio de la vegetación marina de la bahía de Palma (Mallorca). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* **3**: 29–42.
- Grall J. 2003. Fiche de synthèse sur les biocénoses: les bancs de maërl. *Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer IUEM (IFREMER)*; Brest; 1–20.
- Grall J, Glémarec M. 1997. Biodiversité des fonds de maërl en Bretagne: approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie et Milieu* **47**: 339–349.
- Grall J, Hall-Spencer JM. 2003. Problems facing maërl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **13**: 55–64.
- Gunnarsson K. 1977. Dörungar á kóralsetlögum í Arnarfirði. *Hafrannsóknir* **10**: 1–10.
- Gunnarsson K, Jónsson S. 2002. Benthic marine algae of Iceland: revised checklist. *Cryptogamie Algologie* **23**: 131–58.
- Hall-Spencer J, Moore PG. 2000. Scallop dredging has profound, long-term impacts on maerl habitats. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 1407–1415.
- Hall-Spencer J, Grall J, Moore PG, Atkinson RJA. 2003. Bivalve fishing and maërl-bed conservation in France and the UK — retrospect and prospect. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **13**: 33–41.
- Hall-Spencer J, White N, Gillespie E, Gillham K, Foggo A. 2006. Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Marine Ecology Progress Series* **326**: 1–9.
- Hamel G. 1928. Les algues de Vigo. *Revue Algologique* **4**: 81–95.
- Haroun RJ, Gil-Rodríguez MC, Díaz de Castro J, Prud'homme van Reine WF. 2002. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (Central Eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* **45**: 139–169.
- Hernández-González CL, Gil-Rodríguez MC, Cruz-Reyes A, Domínguez-Alvarez S, Soler-Onís E. 2004. Comunidades vegetales submarinas. Análisis previo a la instalación de un cultivo off-shore. *Revista de la Academia Canaria de las Ciencias* **16**: 9–36.

- Hily C, Potin P, Floch JY. 1992. Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Marine Ecology Progress Series* **85**: 115–130.
- Hoek C, Breeman AM. 1990. Seaweed biogeography of the North Atlantic: where are we now? In *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic*, Garbary DJ, South GR (eds). Springer-Verlag: Berlin; 55–86.
- Huvé H. 1956. Contribution à l'étude des fonds à *Lithothamnium* (?) *solutum* Foslie (= *Lithophyllum solutum* (Foslie) Lemoine) de la région de Marseille. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* **18**: 105–134.
- ICES. 2005. Report of the working group on introductions and transfers of marine organism (WGITMO). ICES CM2005/ACME:05.
- Jacquotte R. 1962. Étude des fonds de maërl de Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* **26**: 141–235.
- Kamenos NA, Moore PG, Hall-Spencer JM. 2003. Substratum heterogeneity of dredged vs un-dredged maërl grounds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**: 411–413.
- Koldijk WS. 1968. Bottom sediments of the Ría de Arosa (Galicia, NW Spain). *Leidse Geologische Mededelingen* **37**: 77–134.
- Maggs CA. 1983. A seasonal study of seaweed communities on subtidal maërl (unattached coralline algae). *Progress in Underwater Science* **9**: 27–40.
- Maggs CA, Guiry MD. 1987. *Gelidiella calcicola* sp. nov. (Rhodophyta) from the British Isles and Northern France. *British Phycological Journal* **22**: 417–434.
- Maggs CA, Guiry MD. 1989. A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae. *British Phycological Journal* **24**: 253–269.
- Mannino AM, Castriota L, Beltrano AM, Sunseri G. 2002. The epiflora of a rhodolith bed from the Island of Ustica (Southern Tyrrhenian Sea). *Flora Mediterranea* **12**: 11–28.
- Miranda F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* **34**: 165–180.
- Mora J. 1980. Poblaciones bentónicas de la ría de Arosa. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- Neto AI, Cravo DC, Haroun RT. 2001. Checklist of the Benthic Marine Plants of the Madeira Archipelago. *Botanica Marina* **44**: 391–414.
- Niell FX. 1970. Adiciones a la flora de algas bentónicas de la ría de Vigo. *Investigación Pesquera* **34**: 299–308.
- Otero-Schmitt J. 1993. Estudio de las fitocenosis bentónicas litorales en el tramo de costa comprendido entre Pta. Louro y Pta. Remedios (La Coruña-España). Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- Otero-Schmitt J, Pérez-Cirera JL. 2002. Infralittoral benthic biocenoses from northern Ría de Muros, Atlantic coast of northwest Spain. *Botanica Marina* **45**: 93–122.
- Peña V, Bárbara I. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). *Anales de Biología* **26**: 21–27.
- Peña V, Bárbara I. 2006a. *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta), a new alien species for the European Atlantic coasts. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **63**: 13–26.
- Peña V, Bárbara I. 2006b. Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *Nova Acta Científica Compostelana* **15**: 7–25.
- Peña V, Bárbara I. 2006c. Intertidal and subtidal Atlantic maërl bed in the Benencia Archipelago (Galicia, Spain), an interesting area for the study of the rhodolith species and its epiflora. *Proceedings of the Second International Rhodolith Meeting*: 34UABCS, La Paz (BCS, Mexico).
- Peña V, Bárbara I, Diaz-Tapia P. 2006. Disturbance effects on the Galician subtidal maërl beds (NW Spain) by mussel aquaculture. *Proceedings of 1st European of Conservation Biology*, Society for Conservation Biology, Eggar, Hungary; 147.
- Potin P, Floch JY, Augris C, Cabioch J. 1990. Annual growth rate of calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia* **204/205**: 263–267.
- Ribera MA, Boudouresque C. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanism and impact. *Progress in Phycological Research* **11**: 187–268.
- Rico JM, Guiry MD. 1997. Life history and reproduction of *Gelidium maggsiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gelidiales) from Ireland. *European Journal of Phycology* **32**: 267–279.
- Rosas E, Neto A, Riosmena R. 2006. Taxonomy and distribution of rhodolith beds from the Azores, Portugal. *Proceedings of the Second International Rhodolith Meeting*; 15.
- Seoane-Camba J. 1960. Comunidades algales de la Ría de Vigo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* **58**: 371–374.

- Seoane Camba J, Campo Sancho J. 1968. Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca* 7: 333–344.
- Soto J. 1990. Vegetación algal sobre sustrato móvil de la zona circalitoral del sureste de la Península Ibérica: una aproximación. *Folia Botanica Miscelanea* 7: 43–49.
- Valenzuela S, Pérez-Cirera JL. 1982. El herbario de algas marinas españolas de F. Miranda. *Collectanea Botanica* 13: 945–975.
- Verlaque M. 2002. Morphology and reproduction of *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta): an introduced Asiatic species thriving in Thau Lagoon (France, Mediterranean Sea). *Phycologia* 41: 612–618.
- Wilson S, Blake C, Berges JA, Maggs CA. 2004. Environmental tolerances of free-living coralline algae (maërl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation* 120: 279–289.

APPENDIX 1: CATALOGUE OF THE ASSOCIATED FLORA OF THE GALICIAN MAËRL BEDS (CYANOPHYTA) FOR THE RÍA DE MUROS-NOIA, THE RÍA DE AROUSA, THE RÍA DE PONTEVEDRA AND THE RÍA DE VIGO

Data previously reported from the literature (+) and new data from the present study (*). Associated flora from the Mediterranean region (M) and the Atlantic region (A) is also provided.

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Anacystis thermalis</i> (Meneghini)	M						
Drouet & Daily							
<i>Aphanocapsa litoralis</i> Hansgirg	M				*		
<i>Brachytrichia lloydii</i> (P. Crouan & H. Crouan) P. Silva			G				
<i>Calothrix confervicola</i> (Dillwyn) C. Agardh			G		+		
<i>Calothrix crustacea</i> Thuret in Bornet & Thuret	M						
<i>Calothrix scopularum</i> (Weber & Mohr) C. Agardh			G		*		
<i>Entophysalis deusta</i> (Meneghini) F.E. Drouet & W.A. Daily	M	A					
<i>Hyella caespitosa</i> Bornet & Flahault			G		+	+	+
<i>Lyngbya confervoides</i> C. Agardh			G	*			
<i>Lyngbya majuscula</i> Harvey			G		+		*
<i>Lyngbya polychroa</i> (Meneghini) Rabenhorst	M						
<i>Lyngbya sordida</i> Gomont	M						
<i>Oscillatoria subuliformis</i> (Kützinger) Gomont	M						
<i>Planktothrix planctonica</i> (Elenkin) Anagnostidis & Komárek	M						
<i>Schizothrix calcicola</i> (C. Agardh) Gomont		A					
<i>Spirocoleus battersii</i> (Gomont) P. Silva			G		*		
<i>Stanieria sphaerica</i> (Setchell & N.L. Gardner) Anagnostidis & Pantazidou		A					
<i>Xenococcus pyriformis</i> Setchell & Gardner in Gardner			G		*		*
<i>Xenococcus schousboei</i> Thuret			G		*		*

APPENDIX 2: CATALOGUE OF THE ASSOCIATED FLORA OF THE GALICIAN MAËRL BEDS (RHODOPHYTA) FOR THE RÍA DE MUROS-NOIA, THE RÍA DE AROUSA, THE RÍA DE PONTEVEDRA AND THE RÍA DE VIGO

Data previously reported from the literature (+) and new data from the present study (*). Associated flora from the Mediterranean region (M) and the Atlantic region (A) is also provided.

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Acrochaetium lenormandii</i> (Suhr ex Kützing) Nägeli	M						
<i>Acrochaetium naumanii</i> (Askenasy) Askenasy			G		*		
<i>Acrochaetium savianum</i> (Meneghini) Nägeli	M	A					
<i>Acrochaetium trifidum</i> (Biffham) Batters	M						
<i>Acrochaetium virgatulum</i> (Harvey) Batters	M		G	+	+		
<i>Acrodiscus vidovichii</i> (Meneghini) Zanardini	M						
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin	M	A	G		+	+	+
<i>Acrosymphyton purpuriferum</i> (J. Agardh) Sjöstedt	M						
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i> (P. Crouan & H. Crouan) Mazoyer		A	G		+		+
<i>Aglaothamnion hookeri</i> (Dillwyn) Maggs & Hommersand		A	G	+	+	*	+
<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i> (P. Crouan & H. Crouan) L'Hardy Halos		A	G	*	+	*	+
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i> (Bonnemaison) Feldmann Mazoyer	M	A	G	*	+	+	+
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i> (C. Agardh) Mazoyer	M		G		+		
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries		A	G		+		
<i>Ahnfeltiopsis devoniensis</i> (Greville) Silva & DeCew			G		+	+	+
<i>Alsidium corallinum</i> C. Agardh	M						
<i>Alsidium helminthochaeton</i> (Schwendemann) Kützing	M						
<i>Amphiroa cryptarthrodia</i> Zanardini	M						
<i>Amphiroa rigida</i> Lamouroux	M						
<i>Anotrichium furcellatum</i> (J. Agardh) Baldock			G		+	*	*
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	M	A	G		+	+	*
<i>Antithamnion decipiens</i> (J. Agardh) Athanasiadis	M						
<i>Antithamnion densum</i> (Suhr) Howe			G		+		
<i>Antithamnion piliferum</i> Cormaci & G. Furnari	M						
<i>Antithamnion tenuissimum</i> (Hauck) Schiffner	M						
<i>Antithamnion villosum</i> (Kützing) Athanasiadis			G		+	*	+
<i>Antithamnionella elegans</i> (Berthold) Price & John	M						
<i>Antithamnionella spirographidis</i> (Schiffner) Wollaston	M	A	G	+	+	*	*
<i>Antithamnionella ternifolia</i> (J.D. Hooker & Harvey) Lyle		A	G		+	+	+
<i>Aphanocladia stichidiosa</i> (Funk) Ardré	M						

	Medierranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	M	A	G		+	+	+
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey	M	A	G		+	+	+
<i>Atractophora hypnoides</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan		A					
<i>Boergesenella fruticulosa</i> (Wulfen) Kylin		A	G		+		+
<i>Boergesenella thuyoides</i> (Harvey) Kylin			G		+		
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodward) C. Agardh	M	A	G		+	+	+
<i>Bonnemaisonia clavata</i> Hamel			G		*		
<i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot		A					
<i>Botryocladia boergesenii</i> Feldmann	M						
<i>Botryocladia botryoides</i> (Wulfen) Feldmann	M						
<i>Botryocladia chiajeana</i> (Meneghini) Kylin	M						
<i>Brongniartella byssoides</i> (Goodenough & Woodward) Schmitz	M	A	G		+	+	+
<i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützing		A	G	+	+	*	+
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough & Woodward) Kützing		A	G		+	*	+
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J.E. Smith) Lyngbye	M	A	G				+
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) Gray			G	+	+	*	*
<i>Callithamnion tetricum</i> (Dillwyn) Gray			G		*		
<i>Callocolax neglectus</i> F. Schmitz ex Batters		A					
<i>Callophyllis cristata</i> (C. Agardh) Kützing		A					
<i>Callophyllis laciniata</i> (Hudson) Kützing	M	A	G		+	*	+
<i>Ceramium bertholdii</i> Funk	M						
<i>Ceramium callipterum</i> Feldmann Mazoyer			G		+		*
<i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau		A	G		+	+	*
<i>Ceramium cimbriacum</i> H.E. Petersen		A					
<i>Ceramium cingulatum</i> Weber van Bosse	M						
<i>Ceramium codii</i> (H. Richards) Feldmann Mazoyer	M						
<i>Ceramium comptum</i> Børgesen	M	A					
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby		A					
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	M	A	G	+	+		
<i>Ceramium echionotum</i> J. Agardh		A	G	*	+	+	+
<i>Ceramium flaccidum</i> (Kützing) Ardissonne		A	G		+	+	+
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye			G		+	*	+
<i>Ceramium tenerimum</i> (G. Martens) Okamura	M						
<i>Ceramium tenuicorne</i> (Kützing) Waern	M		G	*	+	*	+
<i>Ceramium virgatum</i> Roth		A	G	+	+		+
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	M	A	G	*	+	+	+
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	M	A	G		+	+	+
<i>Chondracanthus teedei</i> (Mertens ex Roth) Kützing		A	G		+	+	*
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) Wynne	M	A					
<i>Chondria coerulescens</i> (J. Agardh) Falkenberg			G	*	+	+	+
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	M	A	G	+	+	*	+
<i>Chondria scintillans</i> Feldmann Mazoyer			G		+	*	+

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Chondrophycus thuyoides</i> (Kützinger) Furnari	M						
<i>Chondrus crispus</i> Stackhouse		A	G		+		
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson	M						
<i>Chrysomenia ventricosa</i> (J.V. Lamouroux) J. Agardh	M						
<i>Chylocladia verticillata</i> (Lightfoot) Bliding	M	A	G	*	+		*
<i>Colacodictyon reticulatum</i> J. Feldmann			G		+		
<i>Colaconema caespitosum</i> (J. Agardh) Jackelman, Stegenga & Bolton			G		*		*
<i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga	M	A	G		+	+	+
<i>Composothamnion decompositum</i> (J. Agardh) Maggs & L'Hardy Halos	M						
<i>Composothamnion gracillimum</i> De Toni	M						
<i>Composothamnion thuyoides</i> (Smith) Nägeli		A	G	*	+	+	+
<i>Contarinia peyssonneliaeformis</i> Zanardini	M						
<i>Contarinia squamariae</i> (Meneghini) Denizot	M						
<i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander	M		G		+	+	+
<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus		A	G		+	*	
<i>Corallophila cinnabarina</i> (Grateloup ex Bory de Saint Vincent) R.E. Norris	M						
<i>Cordylecladia erecta</i> (Greville) J. Agardh	M	A					
<i>Cordylecladia guiryi</i> Gargiulo, G. Furnari & Cormaci	M						
<i>Cottoniella arcuata</i> Børgesen		A					
<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh	M		G			+	
<i>Cruoria arctica</i> Schmitz		A					
<i>Cruoria cruoriaeformis</i> (P. Crouan & H. Crouan) Denizot	M	A	G	+	+	+	+
<i>Cruoria pellita</i> (Lyngbye) Fries		A	G		+	+	
<i>Cruoria rosea</i> (P. Crouan & H. Crouan) P. & H. Crouan stage		A	G	+	+		+
<i>Cryptonemia lomation</i> (Bertoloni) J. Agardh	M		G			+	
<i>Cryptonemia tunaeformis</i> (A. Bertolini) Zanardini	M						
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) Kylin ex Newton		A	G	+	+	+	+
<i>Cystoclonium purpureum</i> (Hudson) Batters		A					
<i>Dasya baillouviana</i> (S.G. Gmelin) Montagne	M						
<i>Dasya corymbifera</i> J. Agardh	M	A					
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey	M		G	*	+	+	+
<i>Dasya ocellata</i> (Grateloup) Harvey	M		G	+	+	*	*
<i>Dasya penicillata</i> Zanardini	M						
<i>Dasya punicea</i> (Zanardini) Meneghini ex Zanardini	M						
<i>Dasya rigidula</i> (Kützinger) Ardissonne	M						
<i>Dasya sessilis</i> Yamada			G		*	*	*
<i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) Lamouroux		A					
<i>Drachiella minuta</i> (Kylin) Maggs & Hommersand	M		G		+		*

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Drachiella spectabilis</i> Ernst & J. Feldmann			G		+		*
<i>Dudresnaya verticillata</i> (Withering) Le Jolis	M	A	G	+	+	+	+
<i>Dumontia contorta</i> (S.G. Gmelin) Ruprecht		A					
<i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge	M						
<i>Erythrodermis traillii</i> (Holmes ex Batters) Guiry & Garbary	M	A					
<i>Erythroglossum laciniatum</i> (Lightfoot) Maggs & Hommersand		A	G		+	+	+
<i>Erythroglossum lusitanicum</i> Ardré			G	*	+	+	+
<i>Erythroglossum sandrianum</i> (Zanardini) Kylin	M	A					
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	M	A	G	+	+	+	+
<i>Eupogodon planus</i> (C. Agardh) Kützing	M						
<i>Eupogodon spinellus</i> (C. Agardh) Kützing	M						
<i>Falkenbergia rufolanosa</i> (Harvey) F. Schmitz in Schmitz & Hauptfleisch stage	M	A	G		+	+	+
<i>Faucheia microspora</i> Bornet	M						
<i>Faucheia repens</i> (C. Agardh) Montagne & Bory de Saint Vincent in Montagne	M						
<i>Feldmannophycus rayssiae</i> (Feldmann) & G. Feldmann Augier & Boudouresque	M						
<i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) J.V. Lamouroux		A					
<i>Gastroclonium ovatum</i> (Hudson) Papenfuss		A	G		+		
<i>Gastroclonium reflexum</i> (Chauvin) Kützing		A	G		+	+	*
<i>Gelidiella calcicola</i> Maggs & Guiry	M	A	G	*	+	+	+
<i>Gelidiella lubrica</i> (Kützing) Feldmann & G. Hamel	M						
<i>Gelidiella pannosa</i> (Feldmann) Feldmann & G. Hamel	M						
<i>Gelidiella ramellosa</i> (Kützing) Feldmann & G. Hamel	M						
<i>Gelidiocolax margaritoides</i> (Martin & Pocock) Fan & Papenfuss			G				+
<i>Gelidium bipectinatum</i> Furnari	M						
<i>Gelidium maggsiae</i> Rico & Guiry		A	G	*	+	+	+
<i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) Kützing	M	A	G		+		*
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	M	A	G		+		*
<i>Gelidium spathulatum</i> (Kützing) Bornet	M						
<i>Gelidium spinosum</i> (Gmelin) Silva	M	A	G		+	+	+
<i>Gigartina pistillata</i> (Gmelin) Stackhouse			G		+		*
<i>Gloiocladia furcata</i> (C. Agardh) J. Agardh	M						
<i>Gonimophyllum buffhamii</i> Batters		A					
<i>Gracilaria armata</i> (C. Agardh) Greville	M						
<i>Gracilaria bursa pastoris</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva		A					
<i>Gracilaria corallicola</i> Zanardini	M						
<i>Gracilaria dura</i> (C. Agardh) J. Agardh	M						
<i>Gracilaria gracilis</i> (Stackhouse) Steentoft, Irvine & Farnham	M	A	G	+	+	+	+

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Gracilaria multipartita</i> (Clemente) Harvey		A	G	+	+	+	+
<i>Griffithsia corallinoides</i> (Linnaeus) Trevisan		A					
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne			G		+	*	*
<i>Gulsonia nodulosa</i> (Ercegovic) Feldmann & G. Feldmann Mazoyer	M						
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh	M	A	G		+		
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i> (Turner) C.F.P. Martius		A	G		*		
<i>Haematocelis fissurata</i> P. Crouan & H. Crouan stage			G		+		
<i>Haematocelis rubens</i> J. Agardh stage	M		G		+		
<i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodward) Kützing	M	A	G	*	+	+	+
<i>Haloptilon virgatum</i> (Zanardini) Garbary & H.W. Johansen	M						
<i>Halodictyon mirabile</i> Zanardini	M						
<i>Halopithys incurva</i> (Hudson) Batters	M	A					
<i>Halarus flosculus</i> (Ellis) Maggs & Hommersand		A	G	*	+	+	+
<i>Halymenia elongata</i> C. Agardh	M						
<i>Halymenia floresii</i> (Clemente y Rubio) C. Agardh	M						
<i>Halymenia latifolia</i> P. Crouan & H. Crouan ex Kützing	M	A	G	+	+	+	+
<i>Haraldia lenormandii</i> (Derbès & Solier) J. Feldmann	M		G		+		
<i>Haraldiophyllum bonnemaisonii</i> (Greville) Zinova			G		+		*
<i>Heuposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn	M		G		+		+
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	M						
<i>Heterosiphonia japonica</i> Yendo			G	*	+	+	+
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (Ellis) Batters		A	G	*	+	*	+
<i>Hildenbrandia rubra</i> (Sommerfelt) Meneghini		A	G		+		
<i>Holmsella pachyderma</i> (Reinsch) Sturch		A					
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamouroux) D. Penrose & Y.M. Chamberlain	M	A	G		+		
<i>Hymenoclonium serpens</i> (P. Crouan & H. Crouan) Batters stage		A	G		+		
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) Lamouroux		A	G		+	*	+
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	M	A					
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins & Hervey	M	A	G	+	+	*	*
<i>Jania adhaerens</i> Lamouroux	M						
<i>Jania longifurca</i> Zanardini	M		G		+		*
<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) Lamouroux	M	A	G		+	+	+
<i>Kallymenia feldmannii</i> Codomier	M						
<i>Kallymenia lacerata</i> Feldmann	M						
<i>Kallymenia patens</i> (J. Agardh) Parkinson	M						
<i>Kallymenia reniformis</i> (Turner) J. Agardh	M	A	G		+	*	*

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Kallymenia requienii</i> (J. Agardh) J. Agardh	M						
<i>Kallymenia spathulata</i> (J. Agardh)	M						
P.G. Parkinson							
<i>Kallymenia tenuifolia</i> Feldmann	M						
<i>Laurencia microcladia</i> Kützinger	M						
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) Lamouroux	M	A	G		+		
<i>Laurencia pyramidalis</i> Bory de Saint Vincent ex Kützinger			G		+		
<i>Lejolisia mediterranea</i> Bornet	M						
<i>Liagora viscida</i> (Forsskål) C. Agardh		A					
<i>Lithophyllum dentatum</i> (Kützinger) Foslie		A					
<i>Lithophyllum duckerae</i> Woelkerling	M						
<i>Lithophyllum fasciculatum</i> (Lamarck) Foslie		A					
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi	M	A	G		+	+	
<i>Lithophyllum racemus</i> (Lamarck) Foslie	M						
<i>Lithophyllum stictaeforme</i> (J.E. Areschoug) Hauck	M						
<i>Lithothamnion corallioides</i> (P. Crouan & H. Crouan) P. Crouan & H. Crouan	M	A	G	+	+	+	+
<i>Lithothamnion glaciale</i> Kjellman		A					
<i>Lithothamnion minervae</i> Basso	M						
<i>Lithothamnion philippii</i> Foslie	M						
<i>Lithothamnion sonderi</i> Hauck		A					
<i>Lithothamnion valens</i> Foslie	M						
<i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye		A	G	+	+		+
<i>Lomentaria chylodactyla</i> Funk	M						
<i>Lomentaria clavaeformis</i> Ercegovic	M						
<i>Lomentaria clavellata</i> (Turner) Gaillon		A	G	*	+	+	+
<i>Lomentaria ercegovicii</i> Verlaque, Boudouresque, Meinesz, Giraud & Marcot Coqueugniot	M						
<i>Mastocarpus stellatus</i> (Stackhouse) Guiry		A					
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper)		A	G		+	+	+
J.V. Lamouroux							
<i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse		A					
<i>Meredithia microphylla</i> (J. Agardh) J. Agardh	M						
<i>Mesophyllum expansum</i> (Philippi) Cabioch & Mendoza	M						
<i>Mesophyllum tichenoides</i> (Ellis) Lemoine	M		G		+		*
<i>Microcladia glandulosa</i> (Solander ex Turner) Greville		A	G		+	*	+
<i>Monosporus pedicellatus</i> (Smith) Solier	M	A	G		+	*	+
<i>Myriogramme carnea</i> (J.J. Rodríguez) Kylin	M						
<i>Myriogramme tristomatica</i> (J.J. Rodríguez ex Mazza) Boudouresque	M						
<i>Naccaria wiggii</i> (Turner) Endlicher		A					
<i>Neogoniolithon brassica florida</i> (Harvey) Setchell & Mason	M						

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Neosiphonia harveyi</i> (Bailey) Kim, Choi, Guiry & Saunders			G				*
<i>Neurocaulon foliosum</i> (Meneghini) Zanardini	M						
<i>Nitophyllum albidum</i> Ardissoni	M						
<i>Nitophyllum micropunctatum</i> Funk	M						
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	M	A	G	+	+		*
<i>Odonithalia dentata</i> (Linnaeus) Lyngbye		A					
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (Crouan & Crouan) Falkenberg			G	+	*		*
<i>Osmundaria volubilis</i> (Linnaeus) R.E. Norris	M	A					
<i>Osmundea pelagosae</i> (Schiffner) K.W. Nam	M						
<i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse		A	G	+			+
<i>Petrocelis cruenta</i> J. Agardh stage			G	+			
<i>Peyssonnelia armorica</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Weber van Bosse in Børgesen	M	A					
<i>Peyssonnelia atropurpurea</i> P. Crouan & H. Crouan	M		G	+			
<i>Peyssonnelia bornetii</i> Boudouresque & Denizot	M						
<i>Peyssonnelia crispata</i> Boudouresque & Denizot	M						
<i>Peyssonnelia dubyi</i> P. Crouan & H. Crouan	M	A	G	+	+		*
<i>Peyssonnelia harveyana</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan ex J. Agardh	M	A					
<i>Peyssonnelia immersa</i> Maggs & L.M. Irvine		A					
<i>Peyssonnelia inamoena</i> Pilger	M						
<i>Peyssonnelia orientalis</i> (Weber van Bosse) Cornaci & G. Furnari	M						
<i>Peyssonnelia polymorpha</i> (Zanardini) F. Schmitz in Falkenberg	M						
<i>Peyssonnelia rosa-marina</i> Boudouresque & Denizot	M						
<i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh	M	A	G	+			
<i>Peyssonnelia squamaria</i> (S.G. Gmelin) Decaisne	M						
<i>Peyssonnelia stoechas</i> Boudouresque & Denizot	M						
<i>Phycodrys rubens</i> (Linnaeus) Batters		A					
<i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) Dixon	M	A	G			*	
<i>Phyllophora herediae</i> (Clemente) J. Agardh	M						
<i>Phyllophora pseudoceranoides</i> (S.G. Gmelin) Newroth & A.R.A. Taylor		A					
<i>Phyllophora sicula</i> (Kützting) Guiry & L.M. Irvine	M						
<i>Phymatolithon calcareum</i> (Pallas) Adey & McKibbin	M	A	G	+	+	+	+
<i>Phymatolithon laevigatum</i> (Foslie) Foslie		A					

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Phymatolithon lenormandii</i> (J.E. Areschoug) W.H. Adey		A					
<i>Phymatolithon purpureum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Woelkerling & L.M. Irvine		A					
<i>Platoma cyclocolpum</i> (Montagne) F. Schmitz	M						
<i>Pleonosporium borveri</i> (Smith) Nägeli ex Hauck		A	G	*	+	+	+
<i>Pleonosporium flexuosum</i> (C. Agardh) Bornet			G		+	+	*
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon	M	A	G	+	+	+	+
<i>Plocamium raphelisianum</i> Dangeard			G		+		*
<i>Plumaria plumosa</i> (Hudson) Kuntze		A					
<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kützinger) Y.M. Chamberlain		A					
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützinger	M	A					
<i>Polyides rotundus</i> (Hudson) Greville		A					
<i>Polysiphonia bommemaissii</i> (C. Agardh) Maggs & Hommersand		A	G		+		+
<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun & Norris		A	G		*	*	*
<i>Polysiphonia banyulensis</i> Coppejans	M						
<i>Polysiphonia biformis</i> Zanardini	M						
<i>Polysiphonia brodiaei</i> (Dillwyn) Sprengel	M		G		+		*
<i>Polysiphonia cladorhiza</i> Ardissonne	M						
<i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey			G		+		
<i>Polysiphonia dichotoma</i> Kützinger	M						
<i>Polysiphonia elongata</i> (Hudson) Sprengel	M	A	G		+	+	*
<i>Polysiphonia fibrillosa</i> (Dillwyn) Sprengel		A					
<i>Polysiphonia flexella</i> (C. Agardh) J. Agardh	M						
<i>Polysiphonia flocculosa</i> (C. Agardh) Endlicher		A					
<i>Polysiphonia foetidissima</i> Cocks ex Bornet	M						
<i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville		A	G		+		
<i>Polysiphonia furcellata</i> (C. Agardh) Harvey in W.J. Hooker	M	A					
<i>Polysiphonia mottei</i> Lauret	M						
<i>Polysiphonia nigra</i> (Hudson) Batters		A	G		+		*
<i>Polysiphonia opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Notaris	M						
<i>Polysiphonia pulvinata</i> (Roth) Sprengel	M						
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	M		G	+			*
<i>Polysiphonia setigera</i> Kützinger	M						
<i>Polysiphonia spinosa</i> (C. Agardh) J. Agardh	M						
<i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville	M	A	G	*	+	+	+
<i>Polysiphonia subulifera</i> (C. Agardh) Harvey	M	A					
<i>Polysiphonia dura</i> Heydrich		A					
<i>Porphyrodiscus simulans</i> Batters stage		A					
<i>Porphyropsis coccinea</i> (J. Agardh ex Areschoug) Rosenvinge		A					
<i>Porphyrostromium boryanum</i> (Montagne) P. C. Silva			G		*	*	*

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Predaea ollivieri</i> Feldmann	M						
<i>Pterocladella capillacea</i> (Gmelin) Santelices & Hommersand	M	A	G		+	+	+
<i>Pterosiphonia ardeana</i> Maggs & Hommersand			G		+	+	+
<i>Pterosiphonia complanata</i> (Clemente) Falkenberg		A	G		+	+	+
<i>Pterothamnion parasitica</i> (Hudson) Falkenberg	M	A	G	+	+	+	+
<i>Pterothamnion pennata</i> (C. Agardh) Falkenberg	M	A	G	+	+	+	+
<i>Pterothamnion crispum</i> (Duclozeau) Nägeli	M	A	G		+		*
<i>Pterothamnion plumula</i> (Ellis) Nägeli	M	A	G	+	+	+	+
<i>Ptilota gunneri</i> P.C. Silva, Maggs & L.M. Irvine		A					
<i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret	M						
<i>Ptilothamnion sphaericum</i> (P. Crouan & H. Crouan) Maggs & Homersand			G	*	+	+	+
<i>Radicilingua reptans</i> (Kyllin) Papenfuss	M						
<i>Radicilingua thysanorhizans</i> (Holmes) Papenfuss		A	G				*
<i>Rhododiscus pulcherrimus</i> P.L. Crouan & H.M. Crouan stage		A					
<i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) P.C. Silva		A					
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss	M	A	G	+	+	+	+
<i>Rhodophysema elegans</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan ex J. Agardh) P.S. Dixon		A					
<i>Rhodothamniella floridula</i> (Dillwyn) J. Feldmann in T.A. Christensen		A	G	*	+	+	*
<i>Rhodymenia ardissoni</i> Feldmann	M	A					
<i>Rhodymenia delicatula</i> P. Dangeard	M	A					
<i>Rhodymenia ligulata</i> Zanardini	M						
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (Lamouroux) Silva	M	A	G	+	+	+	+
<i>Rodriguezella ligulata</i> Feldmann	M						
<i>Rodriguezella pinnata</i> (Kützinger) F. Schmitz ex Falkenberg	M						
<i>Rodriguezella strafforelloii</i> F. Schmitz ex J.J. Rodriguez	M						
<i>Rytiplaea tinctoria</i> (Clemente y Rubio) C. Agardh	M	A					
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann			G		+		*
<i>Schizymenia dubyi</i> (Chauvin ex Duby) J. Agardh		A					
<i>Schottera nicaeensis</i> (Lamouroux ex Duby) Guiry & Hollenberg			G	+	+		
<i>Scinia complanata</i> (F.S. Collins) A.D. Cotton	M						
<i>Scinia furcellata</i> (Turner) J. Agardh	M	A	G		+		+

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Scinaia interrupta</i> (A. De Candolle) Wynne		A	G	+	+	+	+
<i>Sebdenia rodrigueziana</i> (Feldmann) P.G. Parkinson	M						
<i>Seiropsora apiculata</i> (Meneghini) G. Feldmann Mazoyer	M						
<i>Seiropsora interrupta</i> (J.E. Smith) F. Schmitz		A					
<i>Seiropsora sphaerospora</i> Feldmann	M						
<i>Solieria chordalis</i> (C. Agardh) J. Agardh		A					
<i>Spermothamnion flabellatum</i> Bornet in Bornet & Thuret	M						
<i>Spermothamnion irregulare</i> (J. Agardh) Ardissone	M						
<i>Spermothamnion repens</i> (Dillwyn) Rosenvinge	M	A	G	*	+	+	+
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse	M	A	G	+			
<i>Sphondylotamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli	M	A	G	*	+	+	+
<i>Spongites fruticosus</i> Kützting	M	A					
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey	M						
<i>Spyridia griffithsiana</i> (J.E. Smith) Zuccarello, Prud'homme van Reine & Stegenga			G		+	+	+
<i>Spyridia hypnoides</i> (Bory de Saint Vincent) Papenfuss	M						
<i>Stenogramme interrupta</i> (C. Agardh) Montagne ex Harvey	M	A	G	+	+	+	+
<i>Streblodadia collabens</i> (C. Agardh) Falkenberg	M						
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) Drew	M	A	G	+	+	+	+
<i>Stylonema cornu-cervi</i> Reimsch	M		G		+		
<i>Tiffaniella capitata</i> (Schousboe ex Bornet) Doty & Meñez			G	*	+	+	+
<i>Titanoderma pustulatum</i> (Lamouroux) Nägeli		A	G		+	+	*
<i>Trailliella intricata</i> Batters stage		A	G		*	*	*
<i>Tricleocarpa fragilis</i> (Linnaeus) Huisman & Townsend	M						
<i>Womersleyella setacea</i> (Hollenberg) R.E. Norris	M						
<i>Wrangelia penicillata</i> (C. Agardh) C. Agardh	M						

APPENDIX 3: CATALOGUE OF THE ASSOCIATED FLORA OF THE GALICIAN MAËRL BEDS (HETEROKONTOPHYTA) FOR THE RÍA DE MUROS-NOIA, THE RÍA DE AROUSA, THE RÍA DE PONTEVEDRA AND THE RÍA DE VIGO

Data previously reported from the literature (+) and new data from the present study (*). Associated flora from the Mediterranean region (M) and the Atlantic region (A) is also provided.

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Asperococcus bullosus</i> Lamouroux	M	A	G		*		
<i>Acinetospora crinita</i> (Carmichael) Sauvageau			G		+		
<i>Aglaozonia chilosa</i> Falkenberg stage	M	A					
<i>Aglaozonia melanoidea</i> (Schousboe ex Bornet) Sauvageau stage	M						
<i>Aglaozonia parvula</i> (Greville) Zanardini stage		A	G	+	+	+	*
<i>Arthrocladia villosa</i> (Hudson) Duby	M	A					
<i>Asperococcus ensiformis</i> (Delle Chiaje) Wynne			G		+		
<i>Asperococcus fistulosus</i> (Hudson) W.J. Hooker		A					
<i>Carpomitra costata</i> (Stackhouse) Batters		A	G		+		
<i>Chorda filum</i> (Linnaeus) Stackhouse		A					
<i>Cladosiphon irregularis</i> (Sauvageau) Kylin	M						
<i>Cladosiphon zosteræ</i> (J. Agardh) Kylin		A					
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C. Agardh	M	A	G		+		
<i>Colpomenia peregrina</i> (Sauvageau) Hamel		A	G	+	+		+
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier in Castagne	M						
<i>Cutleria chilosa</i> (Falkenberg) P.C. Silva	M						
<i>Cutleria multifida</i> (Smith) Greville		A	G		+	*	
<i>Cystoseira baccata</i> (Gmelin) Silva			G		+	+	*
<i>Cystoseira corniculata</i> (Turner) Zanardini	M						
<i>Cystoseira dubia</i> Valiante	M						
<i>Cystoseira foeniculacea</i> (Linnaeus) Greville	M						
<i>Cystoseira nodicaulis</i> (Withering) Roberts		A	G			+	
<i>Cystoseira platyclada</i> Sauvageau	M						
<i>Cystoseira spinosa</i> Sauvageau	M						
<i>Cystoseira usneoides</i> (Linnaeus) Roberts			G	+	+	+	
<i>Cystoseira zosteroides</i> C. Agardh	M						
<i>Desmarestia aculeata</i> (Linnaeus) Lamouroux		A					
<i>Desmarestia dudresnayi</i> Lamouroux ex Leman	M		G		+		*
<i>Desmarestia ligulata</i> (Lightfoot) J.V. Lamouroux		A	G				*
<i>Desmarestia viridis</i> (O.F. Müller) J.V. Lamouroux		A					
<i>Dictyopteris polypodioides</i> (De Candolle) Lamouroux	M	A	G		+		+
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	M	A	G	+	+	+	+
<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J.V. Lamouroux	M						
<i>Dictyota linearis</i> (C. Agardh) Greville	M						
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey		A	G	+	+		
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	M	A	G		+		

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Elachista flaccida</i> (Dillwyn) Fries	M						
<i>Elachista scutulata</i> (Smith) Duby		A					
<i>Elachista stellaris</i> J.E. Areschoug	M						
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kützinger) G. Hamel	M	A					
<i>Feldmannia paradoxa</i> (Montagne) G. Hamel		A					
<i>Halidrys siliquosa</i> (Linnaeus) Lyngbye		A					
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützinger	M	A	G		+	*	+
<i>Hinckia granulosa</i> (Smith) Silva		A	G	+	+		
<i>Hinckia hinckiae</i> (Harvey) Silva		A					
<i>Hinckia mitchelliae</i> (Harvey) Silva		A					
<i>Hinckia ovata</i> (Kjellman) Silva		A					
<i>Hinckia sandriana</i> (Zanardini) Silva	M	A					
<i>Hinckia secunda</i> (Kützinger) Silva		A	G		*		*
<i>Kuckuckia kyllini</i> Cardinal		A					
<i>Laminaria ochroleuca</i> Pylae	M		G		+	+	*
<i>Laminaria rodriguezii</i> Bornet	M						
<i>Laminaria saccharina</i> (Linnaeus) Lamouroux		A	G		+	*	+
<i>Liebmannia leveillei</i> J. Agardh		A	G		*		
<i>Litosiphon laminariae</i> (Lyngbye) Harvey			G		+		
<i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux)	M						
Womersley ex Oliveira							
<i>Mesogloia vermiculata</i> (J.E. Smith) S.F. Gray		A					
<i>Myriactula rivulariae</i> (Suhr) Feldmann	M						
<i>Myriactula stellulata</i> (Harvey) Levring	M						
<i>Myrionema strangulans</i> Carmichael ex Greville		A	G		+		
<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanardini	M						
<i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy in W.R. Taylor	M	A					
<i>Phyllariopsis brevipes</i> (C. Agardh) E.C. Henry & G.R. South	M						
<i>Phyllariopsis purpurascens</i> (C. Agardh) E.C. Henry & G.R. South	M						
<i>Pseudolithoderma extensum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) S. Lund		A					
<i>Punctaria plantaginea</i> (Roth) Greville		A					
<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman		A					
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Areschoug) J. Agardh			G		*		
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters	M	A	G		+	+	*
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt			G	*	+		*
<i>Sauvageaugloia griffithsiana</i> (A.W. Griffiths ex Harvey) G. Hamel ex Kylin		A					
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link	M	A	G		+		
<i>Spatoglossum solierii</i> (Chauvin ex Montagne) Kützinger	M	A					
<i>Spermatocismus paradoxus</i> (Roth) Kützinger	M						
<i>Sphacelaria caespitula</i> Lyngbye		A					
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	M	A	G	+	+	+	*
<i>Sphacelaria fusca</i> (Hudson) S.F. Gray	M						

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Sphacelaria plumula</i> Zanardini	M	A	G		*	*	+
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützinger	M	A	G		+	+	+
<i>Sporochmus pedunculatus</i> (Hudson) C. Agardh	M	A					
<i>Stictyosiphon adriaticus</i> Kützinger	M						
<i>Stilophora tenella</i> (Esper) Silva	M	A					
<i>Strigularia clavata</i> (Harvey) G. Hamel		A	G		+		*
<i>Striaria attenuata</i> (C. Agardh) Greville		A					
<i>Stypocaulon scoparium</i> (Linnaeus) Kützinger	M		G		+	*	*
<i>Symphycarpus strangulans</i> Rosenvinge		A	G		+		
<i>Taonia atomaria</i> (Woodward) J. Agardh		A					
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar			G	*	+	+	*
<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) Silva	M						
<i>Zonaria flabellata</i> (Okamura) Papenfuss	M						
<i>Zonaria tournefortii</i> (J.V. Lamouroux) Montagne	M						
<i>Zosterocarpus oedogonium</i> (Meneghini) Bornet	M						

APPENDIX 4: CATALOGUE OF THE ASSOCIATED FLORA OF THE GALICIAN MAËRL BEDS (CHLOROPHYTA) FOR THE RÍA DE MUROS-NOIA, THE RÍA DE AROUSA, THE RÍA DE PONTEVEDRA AND THE RÍA DE VIGO

Data previously reported from the literature (+) and new data from the present study (*). Associated flora from the Mediterranean region (M) and the Atlantic region (A) is also provided.

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Acetabularia acetabulum</i> (Linnaeus) P.C. Silva	M						
<i>Acrochaete wittrockii</i> (Wille) R. Nielsen		A					
<i>Bolbocoleon piliferum</i> N. Pringsheim	M						
<i>Bryopsis hypnoides</i> Lamouroux	M	A					
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	M	A	G	*	+		+
<i>Caulerpa prolifera</i> (Forsskål) Lamouroux	M	A					
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützinger	M		G	*	+	+	+
<i>Chaetomorpha linum</i> (Müller) Kützinger	M	A	G		+		
<i>Cladophora albida</i> (Hudson) Kützinger	M	A	G				*
<i>Cladophora battersii</i> Hoek		A					
<i>Cladophora coelothrix</i> Kützinger	M						
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützinger		A	G	+	+	+	+
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützinger			G		+	*	*
<i>Cladophora lehmanniana</i> (Lindenberg) Kützinger			G		+		
<i>Cladophora patentiramea</i> (Montagne) Kützinger	M						
<i>Cladophora pellucida</i> (Hudson) Kützinger	M	A	G		+		

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützing	M						
<i>Cladophora pygmaea</i> Reinke		A					
<i>Cladophora retroflexa</i> (Bonnemaison ex P.L. Crouan & H.M. Crouan) Hoek		A					
<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing	M	A	G	*	+	+	+
<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	M	A	G		+		
<i>Cladophora socialis</i> Kützing	M						
<i>Cladophoropsis modonensis</i> (Kützing) Reinbold	M						
<i>Codium bursa</i> (Linnaeus) C. Agardh	M						
<i>Codium coralloides</i> (Kützing) P.C. Silva	M						
<i>Codium dichotomum</i> (Hudson) S.F. Gray	M						
<i>Codium effusum</i> (Rafinesque) Delle Chiaje	M						
<i>Codium fragile</i> subsp. <i>tomentosoides</i> (Van Goor) Silva			G	*			
<i>Codium tomentosum</i> Stackhouse			G		+		*
<i>Codium vermicularis</i> (Oliv.) Delle Chiaje	M		G		+		
<i>Dasycladus vermicularis</i> (Scopoli) Krasser	M						
<i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Kjellman		A	G				*
<i>Derbesia tenuissima</i> (Moris & De Notaris) P. Crouan & H. Crouan	M	A	G		+	+	*
<i>Entocladia major</i> (Feldmann) R. Nielsen	M						
<i>Flabellia petiolata</i> (Turra) Nizamuddin	M	A					
<i>Gomontia polyrhiza</i> (Lagerheim) Bornet & Flahault		A	G				+
<i>Halicystis ovalis</i> (Lyngbye) Areschoug		A					
<i>Halimeda tuna</i> (J. Ellis & Solander) J.V. Lamouroux	M						
<i>Heterogonium salinum</i> P. Dangeard		A					
<i>Microdictyon tenuius</i> J.E. Gray	M	A					
<i>Monostroma obscurum</i> (Kützing) J. Agardh			G		+	*	*
<i>Ostreobium quekettii</i> Bornet & Flahault		A	G			+	
<i>Palmophyllum crassum</i> (Naccari) Rabenhorst	M						
<i>Phaeophila dendroides</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Batters	M						
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Höhnelt ex Marchewianka	M	A					
<i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> (Zanardini) Borgesen	M						
<i>Rhizoclonium tortuosum</i> (Dillwyn) Kützing	M	A	G		+		*
<i>Ulothrix subflaccida</i> Wille	M		G			+	+
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh		A	G	+	+	*	*
<i>Ulva compressa</i> Linnaeus		A	G		+		
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus		A					
<i>Ulva pseudocurvata</i> Koeman & Hoek			G				*
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	M		G	*	+	+	+
<i>Ulva rotundata</i> Bliding			G	*	*		*
<i>Ulvella lens</i> P. Crouan & H. Crouan	M		G		+		+
<i>Ulvella setchellii</i> P. Dangeard		A					

	Mediterranean region	Atlantic region	Galicia	Ría de Muros-Noia	Ría de Arousa	Ría de Pontevedra	Ría de Vigo
<i>Umbraulva olivascens</i> (Dangeard) Bae & I.K. Lee	M	A	G		+		
<i>Uronema marina</i> Womersley		A					
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	M						
<i>Valonia utricularis</i> (Roth) C. Agardh	M						

2.- *Chrysomenia wrightii* (Rhodymeniales, Rhodophyta) a new non-native species for the European Atlantic Coast. 2008. *Aquatic Invasions*, 3(4): 367-375.

Resumen:

Chrysomenia wrightii, originalmente descrita en Japón, fue encontrada por primera vez en la costa atlántica europea. Se recolectó en varias localidades submareales de sustrato rocoso de la Ría de Arousa en un intervalo de profundidad de 9-14 m. En este trabajo se aporta una descripción de los gametófitos y tetrasporófitos gallegos, similares al material descrito en Japón y en el Mediterráneo. Secuencias de ADN del material gallego y coreano fueron analizadas mediante secuencias de SSU nuclear, ADNr ITS1-5.8S-ITS2 y *rbcL*. No se ha observado variación genética alguna entre las secuencias de SSU y 1 sustitución entre las secuencias ITS y *rbcL*. Nuestros resultados moleculares indican que las poblaciones gallegas de *C. wrightii* se deben a un evento reciente de introducción procedente del Pacífico noroeste. A pesar de que *C. wrightii* fue detectada por primera vez en un *hotspot* del Mediterráneo (Étang de Thau) en 1987-1989, nunca antes había sido registrada en la costa atlántica europea. Después de 30 años de su primer registro en el Mediterráneo, la presencia simultánea de *C. wrightii* en 4 poblaciones submareales en el noroeste de la Península Ibérica sugiere que esta especie ha pasado desapercibida durante años. El hecho de que no haya sido detectada hasta ahora puede deberse a su ciclo de vida corto y al hábitat submareal. Al igual que en el Mediterráneo, la introducción de *C. wrightii* en las costas europeas pudo estar favorecida por el gran desarrollo de acuicultura intensiva en las rías gallegas. En la actualidad, *C. wrightii* está restringida aparentemente a dos áreas en Europa, Ría de Arousa y Étang de Thau. Si a este hecho se le suma que muchas especies alóctonas abundantes en Galicia desde 1980 fueron detectadas por primera vez en esta ría gallega, se sugiere que la Ría de Arousa debería ser considerada un *hotspot* destacable en la costa atlántico europeo similar a la región de Solent (sur de Inglaterra) o el Étang de Thau, (Mediterráneo).



Aquatic Invasions (2008) Volume 3, Issue 4: 367-375
 DOI 10.3391/ai.2008.3.4.2
 © 2008 The Author(s)
 Journal compilation © 2008 REABIC (<http://www.reabic.net>)
 This is an Open Access article

Research article

Chrysomenia wrightii (Rhodymeniales, Rhodophyta) - a new non-native species for the European Atlantic Coast

Ignacio Bárbara^{1*}, Sook-Young Lee², Viviana Peña¹, Pilar Díaz¹, Javier Cremades¹, Jung Hyun Oak³ and Han-Gu Choi²

¹Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña, Campus de la Zapateira s/n, 15071, Spain

²Korea Polar Research Institute, KORDI, 7-50 Songdo-dong, Incheon 406-840, Korea

³Marine Research Institute, Pusan National University, Busan 609-735, Korea

*Corresponding author

E-mail: barbara@udc.es

Received 3 July 2008; accepted in revised form 15 September 2008; published online 18 December 2008

Abstract

Chrysomenia wrightii, originally described from Japan, was found for the first time from the European Atlantic coast. It was collected in several subtidal rocky bottom habitats (9-14 meters depth) of the Ria de Arousa (Galicia, NW Spain). In this work, a description of Galician gametophytic and tetrasporophytic plants is provided. They are similar to the Mediterranean and Japanese plants. DNA sequence data of materials from Galicia and Korea were investigated using nuclear SSU and ITS1-5.8S-ITS2 rDNA and plastid *rbcL* sequences. No genetic variation was observed in the SSU, and only one substitution was detected in ITS and *rbcL* data between Galician and Korean samples, respectively. Our molecular data indicate that the Galician populations of *C. wrightii* are probably due to a recent introduction event from the northwest Pacific. Despite the fact that *C. wrightii* was formerly recorded as a new non-native species from a Mediterranean hotspot (Thau Lagoon, 1987-1989), it was never reported for the European Atlantic coast. After 30 years of its first report in the Mediterranean Sea, the simultaneous occurrence of *C. wrightii* in four subtidal localities of NW Spain suggests that this species may have colonized the region unnoticed for several years which may be related to its subtidal habitat and short life cycle. Similarly to the Mediterranean Sea, the introduction of *C. wrightii* on the European Atlantic coasts could be enhanced by the intensive aquaculture widely spread along the Galician coast. Curiously, *C. wrightii* is apparently restricted to both areas, the Ria de Arousa and the Thau Lagoon. In addition, many non-native species markedly represented in Galicia since the 1980's were firstly reported in the Ria de Arousa. Consequently, the Ria de Arousa should be considered an outstanding European Atlantic hotspot of introduced marine species similar to the Solent region (South of England) or the Thau Lagoon.

Key words: *Chrysomenia wrightii*, Spain, non-native species, Atlantic, seaweed, aquaculture

Introduction

The introduction of non-native species is mainly caused by vessels and aquaculture (Streftaris et al. 2005). In the Galician region (NW Spain), fishing and aquaculture industry have a great development. They have favoured the interchange of biological material, which is

responsible for changes in the natural communities. During the last years, several non-native species are being locally abundant in the Galician rias. *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, *Lomentaria hakodatensis* Yendo, *Grateloupia turuturu* Yamada, *G. subpectinata* Holmes, *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss, *Heterosiphonia japonica* Yendo, *Dasya sessilis*

I. Bárbara et al.

Yamada, *Neosiphonia harveyi* (J. Bailey) M.S. Kim, H.-G. Choi, Guiry & G.W. Saunders and *Ulva pertusa* Kjellman have been reported along the Galician coasts, and most of them are widely spread along the coast and the Galician rías (Pérez-Cirera et al. 1989; Santiago Caamaño 1990; López Rodríguez et al. 1991; ICES 1992; Cremades Ugarte 1995; Bárbara and Cremades 1996; 2004; Veiga et al. 1998; Pérez-Ruzafa et al. 2002; Rueness 2005; Bárbara et al. 2002, 2003, 2005; De Clerck et al. 2005; Barreiro et al. 2006; Cremades Ugarte et al. 2006; Freire et al. 2006; Peña and Bárbara 2006; Baamonde López et al. 2007 and López Figueroa et al. 2007).

Although *Chrysomenia wrightii* (Harvey) Yamada was reported as non-native seaweed for the European coast (Thau Lagoon, Mediterranean Sea) (Ben Maiz et al. 1987), it has not been detected on the European Atlantic coast. In the NW of Iberian Peninsula, no *Chrysomenia* species are known. Solely, *C. ventricosa* was reported in the Cantabric Sea (Gorostiaga et al. 2004; Llera González and Álvarez Raboso 2007) whereas the rest of the Iberian records for this warm-temperate species are known from the South of Spain (Conde et al. 1996) and the Mediterranean Sea (Ballesteros 1989). During current surveys in subtidal maërl beds in the Galician rías, several specimens of the northwest Pacific species *C. wrightii* were collected from rocky bottom areas. The aim of this work is to add *C. wrightii* as a new non-native species to the European Atlantic seaweeds catalogue and describe its morphology, habitat, current distribution and extent of its populations, as well as the genetic variation of the Atlantic and Pacific populations.

Material and Methods

Plants were first collected (October 2005) by SCUBA diving in a subtidal rocky bottom habitat covered with mud (9-12 meters depth) of the Ría de Arousa during the explorations of the Galician maërl beds. From a new subtidal exploration along this ría (September and October 2007) we found *C. wrightii* in the original site examined in 2005 and in three new localities, Cambados, Islote Galiñeiro and Tragove (Figure 1, Annex 1) which are located 11 km from the first locality. Samples were preserved in 4% formalin seawater at 4°C in darkness. In order to study reproductive structures, sterile plants collected in Cabo Cruz (September 2007) were



Figure 1. *Chrysomenia wrightii* in Galicia (NW Spain), localization of the non-native plants along the Ría de Arousa (Galicia, Spain)

cultured in sterile seawater (31-32 psu) at 16°C and 4:20 light:dark photoperiod. Plants were dissected by hand with a stainless steel razor blade. Herbarium specimens were deposited at the herbarium of the University of Santiago de Compostela (SANT-Algae).

In order to study the genetic variation between Galician and Korean individuals of *C. wrightii*, several silica-dried specimens from both areas (Annex 2) were compared at the Polar Biodiversity Laboratory, Korea Polar Research Institute (KOPRI). Genomic DNA from samples was extracted using DNeasy® Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Germany). After DNA extraction, the rest of silica-dried samples were deposited at the KOPRI herbarium. The nuclear SSU and ITS rDNA, and plastid *rbcL* were amplified from total genomic DNA using polymerase chain reaction (PCR) and the primer combinations of

Chrysomenia wrightii in the European Atlantic Coast

Saunders and Kraft (1994, 1996) for SSU, Tai et al. (2001) for ITS1-5.8S-ITS2, and Freshwater and Rueness (1994) for *rbcL*. Agarose gel-purification or direct purification with High Pure™ PCR Product Purification Kit (Roche Diagnostics, Indianapolis, IN, USA) or LaboPass PCR Purification Kit (COSMO Genetech, Seoul, Korea) was used to clean PCR products. DNA purified using this method was sequenced using the BigDye™ terminator cycle sequencing ready reaction kit (PE Applied Biosystems [ABI], Foster City, CA, USA). Sequence data were collected using an ABI PRISM 3730 DNA Analyzer, and were edited using the SeqEd DNA sequence editor (ABI) software package. The edited sequences were aligned relative to one another using the SeqPup multiple alignment program (Gilbert 1995) and MacClade 4 program (Maddison and Maddison 2003).

The final alignment for SSU, *rbcL* and ITS1-5.8S-ITS2 consisted of three, three and seven taxa (Annex 2), respectively. The sequences of

the 1771, 1526 and 703 aligned nucleotide positions of SSU, *rbcL* and ITS1-5.8S-ITS2 data were edited to remove the 5' and 3' PCR primer regions (Saunders and Kraft 1994; Freshwater and Rueness 1994; Tai et al. 2001), as well as ambiguously aligned regions, to yield 1723, 1448 and 658 base pairs for phylogenetic inference, respectively. Pairwise distance for SSU, *rbcL* and ITS1-5.8S-ITS2 data were performed using PAUP* 4.0b10 for Macintosh (Swofford 2002).

Results and Discussion

Galician plants of *Chrysomenia wrightii* are similar to the ones described for the Mediterranean coast (Ben Maiz et al. 1987) and the Japanese coast (Yamada 1932; Lee 1978). They are 15-40 cm high, red-brownish in colour, terete and hollow (Figure 2). The thallus is gelatinous and tender, attached by a discoid holdfast and

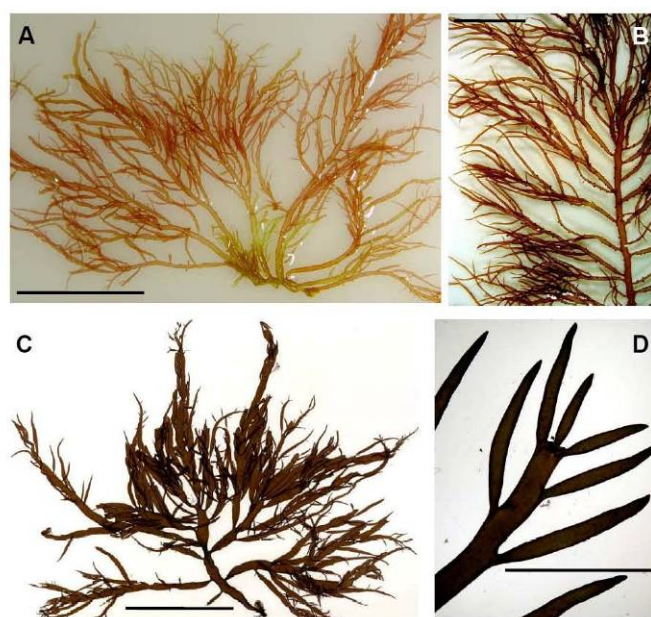


Figure 2. *Chrysomenia wrightii* in Galicia (NW Spain), habit. A. Tetrasporophytic plant (Cabo Cruz, October 2005). B. Gametophytic plant with cystocarps (Islote Galineiro, October 2007). C. Herbarium material from Cambados, 7-X-2007 (SANT-Algae 19525). D. Apical branches, constricted at the base and tapering at the tips. Scale bar A-C = 5 cm, D = 5 mm (Photographs by Ignacio Bárbara)

I. Bárbara et al.

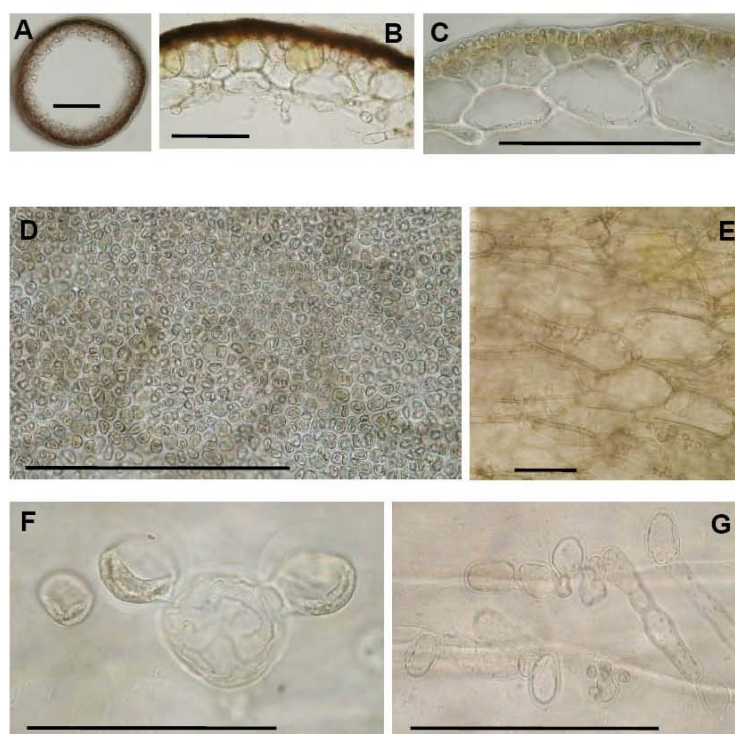


Figure 3. *Chrysomenia wrightii* in Galicia, vegetative structure. A. Transverse section of an apical branch showing the hollow thallus. B-C. Cortical, subcortical and hyphaelike filaments in transverse section. D. Cortical cells in surface view, outer part. E. Hyphaelike filaments and gland cells in surface view, inner part. E. Gland cells. F. Hyphaelike filaments. Scale bar = 200 µm (Photographs by Ignacio Bárbara)

cylindrical axes, 3-4 mm at the base to 1-2 mm at the apex. Plants grow monopodially, 2-4 times branched (alternate, opposite or irregular) with branches constricted at the base and tapering at the tips. The cortical layer consists of 2-3 small cells (5-8 x 6-12µm) and the subcortical layer has 3-5 large cells and inner irregular rizoidal cells (Figure 3). The medullary layer of 3-5 cells is loosely and irregularly arranged. Medullary cells are hyaline, elongated (130-400 x 60-90 µm). Gland cells (up to 70 µm diameter) and hyphae-like filaments (2-5 cells) are developed from innermost medullary cells, solitary or in aggregation (Figure 3) as it is commented by Yamada (1932).

Gametophytic plants are covered by numerous cystocarps along the main axe and 1-2 order branches. Mature cystocarps are subspherical (460-950 (1200) µm in diameter) with a carpostome (80-120 µm in diameter) and carpospores (17-20 x 20-30 µm in diameter) (Figure 4). Cystocarps match with the descriptions of Lee (1978) and Yamada (1932). Whereas, Ben Maiz et al. (1987) described cystocarps (500-800 µm in diam.) without ostiole for the Mediterranean plants. In Galicia, this feature is observed only in immature cystocarps. Male plants were not observed. Tetrasporangia divided cruciately (28-42 x 25-30 µm) scattered in the cortical layer and originate from inner cortical cells (Figure 4).

Chrysomya wrightii in the European Atlantic Coast

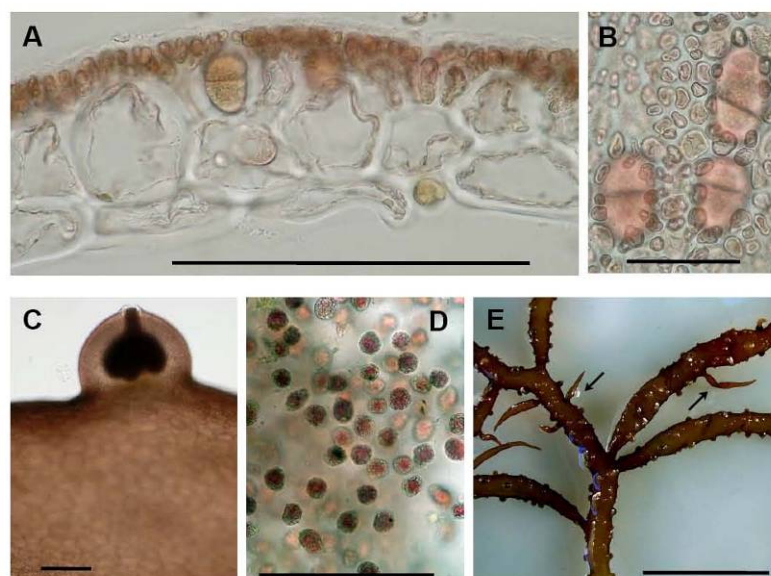


Figure 4. *Chrysomya wrightii* in Galicia, reproductive structure. A. Tetrasporangial plant in transverse section. B. Tetrasporangia under cortical cells, surface view. C. Cystocarp subspherical with carpostome. D. Mature spherical carpospores. E. Adventitious short branches from cystocarps (arrows). Scale bar A, C-D = 200 μ m, B = 50 μ m, E = 2 cm (Photographs by Ignacio Bárbara)

Galician plants show a morphological variability in size and diameter of axes. Plants are profuse in branching, second order branches being abundant. In general, gametophytic plants are more irregular in form and branching compared to the tetrasporophytic plants, because adventitious short branches (similar in form to apical branches) grow from the pericarp of senescent cystocarps. This growth process is quite peculiar since reproductive structures are usually the last growth stadium, but this species apparently have a high cell activity. Profusion in branching is a good strategy for non-native and invasive species providing lots of vegetative propagules by fragmentation. Although we have not observed new individuals of *C. wrightii* growing from the cystocarpic branches, they could provide an excellent way of spreading along the Atlantic coast of Europe as it was pointed out for other non-native species with effective dispersal by vegetative propagation

(Eno et al. 1997; Bjaerke and Ruess 2004; Husa and Sjötn 2006).

Three SSU rDNA, three *rbcL* and seven ITS1-5.8S-ITS2 rDNA sequences were completed from seven samples of two different localities in Galicia and three different sites in Korea and were deposited in GenBank (Annex 2). No ambiguities were observed in the sequence data. Comparisons with sequences retrieved from GenBank showed that the SSU rDNA sequences were identical with that of *C. wrightii* from Japan (Saunders et al. 1999; AF117129). All sequence data for two samples (CH1407 and CH1536) from Galicia were identical to each other. No genetic variation was seen in the SSU, and only one substitution was observed in *rbcL* (T \leftrightarrow C in position 914; data not shown) and ITS data (A \leftrightarrow G in position 423; Figure 5) between Galician and all Korean samples, respectively. In addition a deletion (T in position 169) and an insertion (T in position 538) were also observed

in the ITS1 and ITS2 region, respectively between Galician and four Korean ones (Chr.H1727, Chr.H1728, Chr.H1729 and Chr.H1774; Figure 5). Only one deletion (T in position 169) was observed between the sample from Samchuk (Chr.H1770) and the other four samples from Korea (Figure 5). Our molecular data indicate that the *C. wrightii* populations in Galicia are probably due to a recent introduction event from

somewhere of the northwest Pacific near Korean coast.

In the Mediterranean Sea the vector of introduction for *Chrysomenia wrightii* is likely to be mollusc culture (Verlaque 2001; Cormaci et al. 2004). Taking into account that intensive aquaculture is widely spread on the Galician coast, the introduction of *C. wrightii* was likely enhanced by this vector. In the NW Spain,

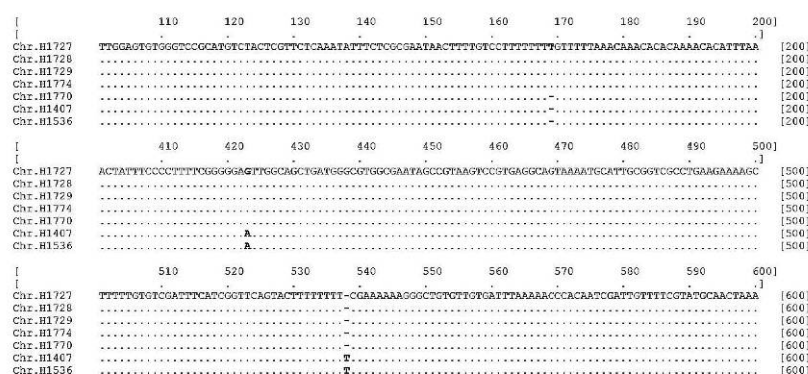


Figure 5. A sub-alignment (positions 101 to 200 and 401 to 600) of ITS1-5.8S-ITS2 rDNA sequences for five Korean (Chr.H1727, Chr.H1728, Chr.H1729, Jangseungpo; Chr.H1774, Yangyang; Chr.H1770, Samchuk) and two Galician samples (Chr.H1407, Boiro; Chr.H1536, Islote Galifeiro). Bold characters (positions 169, 423 and 538 indicate a deletion, a substitution (G→A) and an insertion between Korean and Galician samples, respectively). A dash (-) indicates a gap in the multiple alignment; a dot (.) indicates that a taxon has the same character state for that site as in Chr.H1727

aquaculture has played an important role in the introduction of other non-native species especially since the 1980's. Examples include *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida*, *Lomentaria hakodatensis*, *Grateloupia turuturu*, *G. subpectinata*, *Gracilaria vermiculophylla*, *Heterosiphonia japonica*, *Dasya sessilis* and *Ulva pertusa*.

Chrysomenia wrightii was added as a new non-native species for the European coast (Thau Lagoon, Mediterranean Sea), based on collections from 1978 to 1985 (Ben Maiz et al. 1987). Subsequently, the species is regularly found in the same area (which is a hotspot of introduced species) (Verlaque 2001, Verlaque et al. 2007). Many other non-native Japanese species such as *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) C.E. Lane, *C. Mayes*, *Druehl* & *G.W. Saunders*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Harvey) Masuda and *Sphaerotrichia firma* (E. Gepp) Zinova are equally restricted to the Thau Lagoon with

earlier introductions from 1971 to 1988 (Verlaque 2001, Verlaque et al. 2007), although, *S. japonica* has not been detected in the Thau Lagoon since 1989 (Verlaque 2001). In Galicia, *Grateloupia subpectinata* Holmes is an example of a non-native species which has not expanded along the coast. Hitherto, it was only known in 6 localities of the Ría de Arousa (López Rodríguez et al. 1991; Bárbara et al. 2002) and since the 1990's it has not colonized new localities in other Galician rías. At the present, *C. wrightii* is restricted to both the Mediterranean coast (Thau Lagoon) and the Atlantic coast (4 localities in the Ría de Arousa). Taking into account that the Ría de Arousa provides the new record of *C. wrightii* on the Atlantic coasts, as it happened with other non-native species which are now widely distributed, we conclude that the Ría de Arousa should be considered as an interesting European Atlantic hotspot for the introduction of marine species such as the Solent region in

Chrysomenia wrightii in the European Atlantic Coast

England (Farnham 1980) and the Thau Lagoon in the Mediterranean France (Verlaque 2001).

The present record of *Chrysomenia wrightii* in the Ria de Arousa occurred 30 years after its detection in the Mediterranean. The subtidal habitat (9-14 meters depth) where the Galician populations were observed could have favoured an unnoticed occurrence for several years. In contrast in the Mediterranean Sea it could have been detected easier because it occurs at shallow localities, from 0.5 to 6 m depth (Ben Maiz et al. 1987). The short life cycle of *C. wrightii* could further complicate its detection. On the Japanese coasts it is described as an annual species (Lee 1978) which appears for a short period, May to October, whereas in the Mediterranean Sea it was found from January to November (Ben Maiz et al. 1987). However, in Galicia it was only collected in September and October despite many subtidal explorations (2006-2007) carried out along the Ria de Arousa in different months, habitats and water depths. Based on both features that complicate the detection of *C. wrightii* in Galicia (subtidal habitat and short life cycle), it would be possible that *C. wrightii* has been introduced earlier in the Ria de Arousa, 1-2 decades ago or more, but it has been unnoticed. Arguably, *C. wrightii* could also occur unnoticed nowadays along other Atlantic coasts which may only be proven with further subtidal surveys. New studies could also verify if the present record is an isolated case of introduction that will not thrive along the Atlantic Iberian Peninsula or if it has already become an established member of the Galician non-native seaweed flora or even if *C. wrightii* could be considered a future invasive species. Currently *C. wrightii* occurs in two areas of the Ria de Arousa: (a) locality 1 (1 ha surface) and (b) localities 2-4 (100 ha potential surface). Both are located in the vicinity of aquaculture sites where non-native species like *Undaria pinnatifida* or *Grateloupia turuturu* were firstly recorded for the Spanish coast.

Historical reports and our molecular data indicate that the *C. wrightii* populations in Galicia were recently introduced and originate from somewhere in the northwest Pacific and may have used the Mediterranean coast as a stepping stone. To complete the information about this non-native species, extensive samplings of plants and more variable genetic markers could more clearly locate the source populations and further identify the most likely dispersal vector(s).

Acknowledgements

We thank Dr. Marc Verlaque for verifying the identification of the first Galician plants (October 2005) and his revision of the manuscript. We thank to Carmen Lema for helping in the last field work. We are also grateful to Dr. Hyung-Seop Kim for kindly providing some samples. Contribution to the projects PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER). This work was supported by a grant from the Basic Research Program of the Korea Science and Engineering Foundation (R01-2006-000-10312-0) and a grant from the Basic Research Program of the Korea Polar Research Institute project PE08060.

References

- Baamonde López S, Baspino Fernández I, Barreiro Lozano R, Cremades Ugarte J (2007) *Ulva pertusa* (Ulvales, Chlorophyta), a new alien seaweed on the European Atlantic coast. *Botanica Marina* 50: 267-274.
- Ballesteros E (1989) Checklist of benthic marine algae from Catalonia (North Western Mediterranean). *Treballs de l'Institut Botànic de Barcelona* 13:1-52
- Bárbara I and Cremades J (1996) Seaweeds of the Ria de A Coruña (NW Iberian Peninsula, Spain) *Botanica Marina*, 39: 371-388
- Bárbara I, Cremades J (2004) *Grateloupia lanceola* versus *Grateloupia turuturu* (Gigartinales, Rhodophyta) en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 61(2): 103-118
- Bárbara I, Cremades J, Veiga AJ, López-Varela C, Dosil J, Calvo S, Peña V, López-Rodríguez MC (2002) Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 7814-7892. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59(2): 292-297
- Bárbara I, Cremades J, Veiga AJ, López Rodríguez MC (2003) *Dasydiphonia* sp. (Ceramiales, Dasyaceae) nuevo rodófito alóctono para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60(2): 440-443
- Bárbara I, Cremades J, Calvo S, López Rodríguez MC, Dosil J (2005) Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62(1): 69-100
- Barreiro R, Quintela M, Bárbara I, Cremades J (2006) RAPD differentiation between and invasive and a native species of *Grateloupia* (Rhodophyta) in Galicia (NW Spain). *Phycologia* 46: 213-217
- Ben Maiz N, Boudouresque CF, Riouall R, Lauret M (1987) Flore algale de l'Etang de Thau (France, Méditerranée): sur la présence d'une Rhodymenia d'origine japonaise, *Chrysomenia wrightii* (Rhodophyta). *Botanica Marina* 30(5): 357-364
- Bjaerke MR, Rueness EK (2004) Effects of temperature and salinity on growth, reproduction and survival in the introduced red alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Botanica Marina* 47: 373-380
- Conde F, Flores-Moya A, Soto J, Altamirano M, Sánchez A (1996) Check-list of Andalusia (S. Spain) seaweeds. III. Rhodophyceae. *Acta Botanica Malacitana* 21: 7-33

- Cormaci M, Furnari G, Giaccone G, Serio D (2004) Alien Macrophytes in the Mediterranean Sea: A review. Recent research Development Environmental Biology 1: 153-202
- Cremades Ugarte J (1995) A introducción de algas marifias alóctonas nas costas de Galiza. Cerna 16: 12-15
- Cremades Ugarte J, Freire Gago Ó, Peteiro García C (2006) Biología, distribución e integración del alga alóctona *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeo-phyta) en las comunidades bentónicas de las costas de Galicia (N.O. Península Ibérica). Anales del Jardín Botánico de Madrid 63(2): 169-187
- De Clerck Ó, Gavio B, Fredericq S, Bárbara I, Coppejans E (2005) Systematics of *Grateloupia filicina* (Halymeniaceae, Rhodophyta), based on *rbcl* sequence analyses and morphological evidence, including the reinstatement of *G. minima* and the description of *G. capensis* spec. nov. Journal of Phycology 41: 391-410
- Eno NC, Clark RA, Sanderson WG (1997) Non-native marine species in British waters: a review and directory. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, 83 pp.
- Farnham WF (1980) Studies on aliens in the marine flora of Southern England. In: The Shore Environment: Ecosystems, vol. 2. Ecosystems. Ed. By Price JH, Irvine DEG and Farnham WF. Academic Press, London, pp 875-914
- Freire Ó, Peteiro C, Cremades J (2006) La integración del alga alóctona *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) en la flora de las costas atlánticas peninsulares. Algas, Boletín de la Sociedad Española de Ficología 35: 25-32
- Freshwater DW, Rueness J (1994) Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on *rbcl* nucleotide sequence analysis. Phycologia 33: 187-194
- Gilbert DG (1995) SeqPup, a biosequence editor and analysis application. Biological Department, Indiana University, Bloomington
- Gorostiaga JM, Santolaria A, Secilla A, Casares C, Díez I (2004) Check-list of the Basque Coast Benthic Algae (N Spain). Anales del Jardín Botánico de Madrid 61: 155-180
- Husa V, Sjötn K (2006) Vegetative reproduction in "*Heterosiphonia japonica*" (Dasyaceae, Ceramiales, Rhodophyta), an introduced red alga on European coasts. Botanica Marina 49: 191-199
- ICES (1992). Report of the Working Group on Introductions and Transfer of Marine Organisms 1992/7. International Council for the exploration of the Sea (ICES). Lisbon
- Lee IK (1978) Studies on Rhodymeniales from Hokkaido. Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University, Serie V (Botany) 11: 1-194
- Llera Gonzalez EM, Álvarez Raboso J (2007) Algas Marinas de Asturias. Consejería de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio e Infraestructuras. Oviedo
- López Figueroa F, Korb N, De Clerck Ó, Bárbara I, Argall E (2007) Characterization of *Grateloupia lanceola* (Halymeniales, Rhodophyta), an obscure foliose *Grateloupia* from the Iberian Peninsula, based on morphology, *rbcl* sequences and mycosporine-like amino acid (MAA) composition. European Journal of Phycology 42(3): 231-242
- López Rodríguez MC, Cremades J, Bárbara I (1991) Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 3260-3284. Anales del Jardín Botánico de Madrid 49(1): 97-100
- Maddison W, Maddison D (2003) MacClade, 4.06. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA
- Peña V, Bárbara I (2006) Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. Anales del Jardín Botánico de Madrid 63(1): 13-26
- Pérez-Cirera JL, Cremades J, Bárbara I (1989) Precisiones sistemáticas y sinecológicas sobre algunas algas nuevas para Galicia o para las costas atlánticas de la Península Ibérica. Anales del Jardín Botánico de Madrid 46(1): 35-45
- Pérez-Ruza I, Menéndez JL, Salinas JM (2002) Mapas de distribución de algas marinas de la Península Ibérica e Islas Baleares. XV. *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Laminariales, Fucophyceae). Botanica Complutensis 26: 147-151
- Rueness J (2005) Life history and molecular sequences of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariaceae, Rhodophyta), a new introduction to European waters. Phycologia 44: 120-128
- Santiago Caamaño J, Durán Neira C, Acuña Castroviejo R (1990) Aparición de *Undaria pinnatifida* en las costas de Galicia (España). Un nuevo caso en la problemática de introducción de especies foráneas. Informes técnicos del Centro de Investigaciones Submarinas 3: 1-45
- Saunders GW, Kraft GT (1994) Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta) I. Evidence for the Plocamiales ord. nov. Canadian Journal of Botany 72: 1250-1263
- Saunders GW, Kraft GT (1996) Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 2. Recognition of the Halymeniales ord. nov. Canadian Journal of Botany 74: 694-707
- Saunders GW, Strachan IM, Kraft GT (1999) The families of the order Rhodymeniales (Rhodophyta): a molecular-systematic investigation with a description of Faucheaceae fam. nov. Phycologia 38: 23-40
- Streftaris N, Zenetos A, Papathanassiou E (2005) Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. Oceanography and Marine Biology. Annual Review 43: 419-453
- Swofford DL (2002) PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), version 4.0b10. Sinauer Associated, Inc., Sunderland, Massachusetts
- Tai V, Lindstrom SC, Saunders GW (2001) Phylogeny of the Dumontiaceae (Gigartinales, Rhodophyta) and associated families based on SSU rDNA and internal transcribed spacer sequence data. Journal of Phycology 37: 184-196
- Veiga AJ, Cremades J, Bárbara I (1998) Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 6283-6307. Anales del Jardín Botánico de Madrid 56(1): 121-123
- Verlaque M (2001) Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France) a hot spot of marine species introduction in Europe. Oceanologica Acta 24(1): 29-49
- Verlaque M, Boudouresque CF, Mineur F (2007). Oyster transfers as a vector for marine species introductions: a realistic approach based on the macrophytes. CIESM Workshop Monographs, Monaco, 32, pp 39-48
- Yamada Y (1932) Notes on some Japanese algae III. Journal of the Faculty of Sciences, Hokkaido University, Serie V (Botany), 1: 109-123

Chrysymenia wrightii in the European Atlantic Coast

Annex 1
Galician samples of *Chrysymenia wrightii*

Map reference	Location	Geographic coordinates		Collection date	Depth	Substrate	Observations	Collector
		Latitude, N	Longitude, W					
1	Ría de Arousa, Cabo Cruz	42°36'32"	008°53'19"	3-X-2005	9-12 m	rocky	Tetrasporophytic plants living together to <i>Bommamaisonia clavata</i> Hamel and <i>Scinaia interrupta</i> (A. DC.) Wynne	I. Bárbara, P. Díaz and V. Peña
				11-IX-2007	12 m	rocky with mud	Gametophytic plants	I. Bárbara, V. Peña and C. Lema
2	Ría de Arousa, Cambados	42°30'39"	008°50'47"	7-X-2007	14 m	rocky with mud	Sterile plants, living together to <i>Dasya sessilis</i> Yamada	I. Bárbara, V. Peña and C. Lema
3	Ría de Arousa, Islote Galifeiro	42°31'02"	008°51'44"	7-X-2007	8 m	rocky with mud	Gametophytic and tetrasporophytic plants	I. Bárbara, V. Peña and C. Lema
4	Ría de Arousa, Travogé	42°30'58"	008°50'35"	7-X-2007	12 m	rocky with mud	Sterile plants.	I. Bárbara, C. Lema and V. Peña

Annex 2
Collection information for the samples used in the molecular study

Samples	Collection Details	GenBank		
		SSU	<i>rbcL</i>	ITS
CH1727	-2 m, Jangseungpo, southern coast of Korea, 23-II-2008, J. H. Oak	-	-	EU916720
CH1728	-2 m, Jangseungpo, southern coast of Korea, 23-II-2008, J. H. Oak	EU916714	EU916717	EU916721
CH1729	-2 m, Jangseungpo, southern coast of Korea, 23-II-2008, J. H. Oak	-	-	EU916722
CH1774	Intertidal, Yangyang, eastern coast of Korea, 24-V-2007, S.-M. Kim, C.-J. Kwon and H.-S. Kim	-	-	EU916724
CH1770	Intertidal, Samchuk, eastern coast of Korea, 9-III-2006, S.-M. Kim, C.-J. Kwon and H.-S. Kim	-	-	EU916723
CH1407	SANT-Algae 19058, Boiro, Cabo Cruz, Ría de Arousa, Spain, 3-X-2005, tetrasporophytic plant, I. Bárbara, P. Díaz and V. Peña	EU916712	EU916715	EU916718
CH1536	SANT-Algae 19514, Islote Galifeiro, Ría de Arousa, Spain, 7-X-2007, tetrasporophytic plant, I. Bárbara, V. Peña and C. Lema	EU916713	EU916716	EU916719

3.- Present distribution and possible vectors of introductions of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe. 2008. *Aquatic Invasions*, 3(4): 377-394.

Resumen:

Con el objeto de estudiar la cronología de introducción en Europa y entre regiones europeas de la especie originaria del Pacífico *Heterosiphonia japonica*, se ha recopilado y analizado información acerca del patrón de distribución de esta especie en Europa, datos de importación de ostra japonesa *Crassostrea gigas* y datos de rutas marítimas. Por otra parte, también se ha estudiado la supervivencia de fragmentos de *H. japonica* en el agua de lastre de una embarcación en un trayecto desde Asia (Corea) a Europa (Francia) mediante una simulación en el laboratorio. En las costas europeas, *H. japonica* fue observada por primera vez en 1984 en la Bretaña francesa cerca de un cultivo de *C. gigas*. Posteriormente, se propagó rápidamente por las costas europeas. La primera introducción en Europa y la consecuente dispersión hacia el sur de Europa está posiblemente relacionado con el movimiento de importación de la ostra *C. gigas*. Sin embargo, la supervivencia de *H. japonica* a una temperatura variable de 14 a 28° C durante un experimento de simulación de agua de lastre durante un viaje de 28 días ha demostrado que una introducción desde el Pacífico pudo ser también posible. Por tanto, la dispersión septentrional de *H. japonica* hacia el Mar del Norte y Escandinavia pudo ser debida probablemente al transporte marítimo, formando parte del fouling de las embarcaciones, como fragmentos en el agua de lastre o enredados a artes de pesca como dragas de arrastre.



Aquatic Invasions (2008) Volume 3, Issue 4: 377-394

DOI 10.3391/ai.2008.3.4.3

© 2008 The Author(s)

Journal compilation © 2008 REABIC (<http://www.reabic.net>)

This is an Open Access article

Research article

Present distribution and possible vectors of introductions of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe

Kjersti Sjøtun^{1*}, Vivian Husa^{1,2} and Viviana Peña³

¹Department of Biology, University of Bergen, P.O. Box 7800, 5020 Bergen, Norway

²Institute of Marine Research, P.O. Box 1870 Nordnes, 5817 Bergen, Norway

³Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de A Coruña, 15071 A Coruña, Spain

*Corresponding author

E-mail: kjersti.sjotun@bio.uib.no

Received 2 February 2008; accepted in revised form 11 September 2008; published online 18 December 2008

Abstract

In order to trace the introduction history of the western Pacific species *Heterosiphonia japonica* to and within Europe, information on distribution pattern of the species in Europe, oyster import and shipping activity has been compiled and analyzed. Additionally survival of fragments of *H. japonica* during a simulated journey in ballast water from Asia (Korea) to Europe (France) has been observed. The species was first recorded in Europe near an oyster culture area in Brittany (France) in 1984. Since then, it has spread quickly in Europe. The first introduction into Europe and secondary dispersal in southern Europe has most likely been through movement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. However, survival of *H. japonica* in temperatures varying from 14 to 28 degrees during a simulated 28-days journey in ballast water was demonstrated, and an introduction by ships from the Pacific Ocean may thus be considered as possible. Spreading of the species in the North Sea area and Scandinavia is most likely due to transport by ships, e.g. as attached to ships hulls, as fragments in ballast water or entangled e.g. in fishing gear.

Key words: ballast water, *Heterosiphonia japonica*, introduced species, introduction vector

Introduction

Spreading of marine species across natural barriers by human-mediated means is an increasing problem. An overview published in 2006 reported a total of 664 non-indigenous marine species (NIMS), including brackish water species, in European and adjacent waters (Gollasch 2006). The highest rate of arrival of NIMS to European and adjacent waters is seen after 1950 (Gollasch 2006).

Reise et al. (1999) sorted the introductions of NIMS to the North Sea according to the most likely vector for introduction. Before 1940 more than half of the introductions to the North Sea probably were by ship, while more than half of the introductions most likely have been through aquaculture after 1940 (Reise et al. 1999). According to Gollasch (2006) the main vectors for introductions of marine species to European and adjacent waters have been ships (400 species), the Suez Canal (253 species) and aquaculture (251 species). Ships have carried boring organisms (wooden ships), organisms

attached to their hull or associated with ballast sand or rock, or in the ballast water. Many NIMS have been intentionally introduced in order to cultivate the species, which has subsequently resulted in establishment of viable populations outside the cultivation areas. A great number of NIMS have also come to Europe associated with introduced species for cultivation. In particular, the extensive import of Pacific oysters has resulted in many NIMS in the North Sea (Reise et al. 1999; Maggs and Stegenga 1999).

Macroalgae constitute an important group of NIMS. According to Hewitt et al. (2007), the highest numbers of accidentally introduced macroalgae are found in the Mediterranean and in Australia and New Zealand waters (90 and 99, respectively), followed by the northeast Atlantic (38). Ballast water and aquaculture are considered to be important ways for introduction of macroalgae, in addition to hull fouling (Hewitt et al. 2007).

The first European observation of the Pacific red alga *Heterosiphonia japonica* Yendo was in France (Brittany) in 1984 (Verlaque and Cabioch, pers. comm.) (Annex 1, Figure 1). It is now widespread in Europe. Yendo (1920) described two varieties of the species from Japan; *Heterosiphonia japonica* f. *nipponica* with four pericentral cells and *Heterosiphonia japonica* f. *pacifica* which has four or five pericentral cells. According to Choi (pers. comm.) the former variety is the species present in Korea and Europe. Recent genetic studies show that *H. japonica sensu* Choi et al. (2002) most likely is misplaced in the genus *Heterosiphonia* (Choi et al. 2002). Spanish, French (Atlantic and Mediterranean) and Norwegian material of *H. japonica* has been shown to be genetically similar to *H. japonica sensu* Choi et al. (2002) from Korea (Bjærke 2004).

The vector for the introduction of *H. japonica* to Europe from Asia remains unknown, but imports of oysters from The Pacific to Europe has been suggested (Maggs and Stegenga 1999). *H. japonica* may e.g. have grown on oyster shells of half grown or adult oysters, or on empty shells on which oyster spat have been set. Here, two possible ways by which *H. japonica* may have spread to Europe from the West Pacific will be considered; import of oyster from the Pacific and transportation in ballast water. In addition, an attempt will be made to trace the subsequent spreading pattern and possible vectors for secondary spreading inside Europe.

Methods

Geographical survey of Heterosiphonia japonica

In order to trace the establishment of *H. japonica* in Europe information from different sources has been compiled: publications, responses to a request made through the ALGAE-L e-mail list, which reaches a great number of European phycologists (see <http://www.seaweed.ie/>), and information from other sources. Care was taken to ensure that all non-published information about distribution of *H. japonica* is correct; e.g. by only including verified registrations of *H. japonica*, or collecting preserved samples or pictures showing characteristic features of *H. japonica* from the information sources. Based on the collected information the time of first recordings and spreading of *H. japonica* in various countries in Europe have been established.

Assessment of introduction vectors of Heterosiphonia japonica

In order to examine oyster import from the Pacific as a possible vector for introduction of *H. japonica* to Europe, information about time periods and places for imports of Pacific Oysters (*Crassostrea gigas*) has been compiled. Also, transport of oysters within Europe as a possible vector for secondary introductions has been examined. The overview has been based on information from available publications.

Boat traffic to and within European waters was assessed as a possible alternative vector for the introduction of *H. japonica* to Europe, and for subsequent spreading within Europe. *H. japonica* may be transferred by boats in different ways, e.g. by ballast water, growing on the hull or e.g. ropes, or entangled in fishing nets. Ships are most likely to function as vector for introduction along busy traffic lines. In order to get an overview of boat traffic to and within European waters the web site Sailwx (<http://www.sailwx.info/>) was used, which collects weather reports from ships and stores positions. The collection of ship positions by this web site will account for about 2-3 % of the total boat traffic according to the web-master of the web site. Positions may be under-reported close to harbours or along busy shipping areas.

In order to test survival of *H. japonica* under conditions resembling those in ballast water a laboratory experiment was conducted, simulating

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

a journey from South Korea to Le Havre, France, through the Suez Canal. Fragments of uniseriate small side branches (pseudolaterals) of *H. japonica*, 1-2 mm long, were put in two round glass beakers (6 cm high and 10 cm wide) filled with natural seawater, with 25 fragments in each. In addition, two 5-7 cm long shoots of *H. japonica* were kept in seawater in two separate beakers. The shoots and fragments were kept in total darkness in a temperature-regulated room for 28 days, which would be a normal duration for a bulk boat from Korea to Le Havre (according to the APL Asia-Europe timetable for the CEX China Europe Express). The temperature in the room was gradually increased from 18°C to 29°C during the first 14 days and thereafter gradually lowered to 14°C during the next two weeks, by following the temperature surface isolines of a random day in November (30 November 2006) through the ship's simulated journey. Data on isolines were achieved from the Space Science and Engineering Center, University of Wisconsin-Madison, USA (<http://www.ssec.wisc.edu>). The

maximum change in temperature during a 24-hour period was 3 degrees throughout the experiment. When completing the experiment the survival of shoots and fragments of *H. japonica* was examined. Survival was estimated by degree of pigmentation. If fragments had a normal red pigmentation the tissue was considered to be alive. Surviving uniseriate fragments on the bottom were counted. Surviving thallus parts and uniseriate fragments were afterwards kept in culture (sterile seawater (33 psu with no nutrients) in 14°C and a photon fluence rate of around 25 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$). Development was checked after 14 and 21 days, in order to see if normal growth occurred.

Results

Distribution of *H. japonica* in Europe

A survey of information on the first registrations of *H. japonica* in various countries in Europe is shown in Annex 1 and Figure 1. Some years after the first registration in Europe in 1984 (Bre-

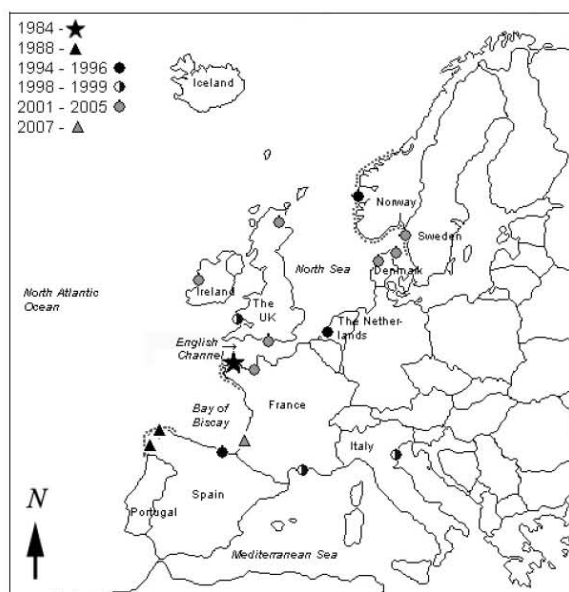


Figure 1. Sites of first observations of *Heterosiphonia japonica* in different countries of Europe. Symbols show year or time periods during which observations were made. The site of the first observation in Europe is shown by a star. Dotted lines show coast lines where more or less continuous distribution has been observed. A detailed description of localities is provided in Annex 1

K. Sjøtun et al.

Table 1. Overview of main import events of exotic oysters to Europe (country or region) from the Pacific (origin). Year or period for imports is given, main periods in brackets. The information is compiled from: 1) Boudry et al. 1998; 2) O'Foighil et al. 1998; 3) Wolff and Reise 2002; 4) Ruesink et al. 2005 and references therein; 5) Grizel and Héral 1991; 6) Mann 1983; 7) le Borgne and Le Pennec 1983; 8) Drinkwaard 1999; 9) Nehring 2006

Species	Country or region	Origin	Year (and main period)	Imported as	References
<i>Crassostrea angulata</i> (= <i>C. gigas</i> ? 1), 2))	Portugal	Taiwan 1), 2)	< 1819	Probably growing on ship's hull	3)
<i>Crassostrea gigas</i>	Portugal	USA (west)	1977		4)
<i>Crassostrea gigas</i>	France, Mediterranean	Japan	1971-1976 (1971-1975)	Spat (cultchless or set on shells)	5)
<i>Crassostrea gigas</i>	France, Bay of Biscay	Japan	1971-1977 (1971-1975)	Spat (cultchless or set on shells)	5)
<i>Crassostrea gigas</i>	France, Brittany	Japan	1971-1976 (1971-1975)	Spat (cultchless or set on shells)	5)
<i>Crassostrea gigas</i>	France	British Columbia, Canada	1971-1975 (1971-1973)	Adult oysters	3), 5)
<i>Ostrea denselamellosa</i>	France	Korea	1982?		6)
<i>Ostrea denselamellosa</i>	France, Normandie	Japan	1982	Adult oysters	7)
<i>Saccostrea commercialis</i>	Italy	Australia	1985		4)
<i>Crassostrea gigas</i>	UK	Canada (west)	1926		4)
<i>Crassostrea gigas</i>	UK	USA (west)	1965-1979		4), 8)
<i>Crassostrea gigas</i>	Netherlands	Canada, USA (west)	1964-1981		4), 8)
<i>Crassostrea gigas</i>	Netherlands	Japan	1966		8), 9)
<i>Crassostrea gigas</i>	Denmark	USA (west)	< 1986		4)
<i>Crassostrea gigas</i>	Norway	USA (west)	1985		4)

tagne, France) the species was found in Galicia (NW Spain, 1988). During 1994-1996 it was discovered in Zeeland, The Netherlands, on the southwest coast of Norway (Hordaland) and in the Bay of Biscay (Bilbao, Spain). During 1998 and 1999 it was found at two places in the Mediterranean, in the Thau lagoon in France and in the Venice lagoon in Italy, and it was also recorded in Wales, the UK. During 2001-2005 *H. japonica* was recorded in several places in the UK and Ireland, and also in Denmark and Sweden. The most recent recording (2007) is in the Bay of Biscay, from Arcachon, France. *H. japonica* has spread very rapidly around the Norwegian south coast since it was first recorded on the southwest coast (Figure 1). The species has spread along the coast of Galicia after 1988, and in France it has been found along the coast of Brittany (Annex 1, Figure 1). In Brittany it was recorded at 7 of 10 maërl beds during 2003-2005 (Annex 1). *H. japonica* has also spread southwards along the coast of west Sweden since 2002, while in the Mediterranean it has not been reported to spread outside the areas of the first registration in 1998 and 1999 (Annex 1). *H. japonica* may of course be present in many areas from where we have no reports. However, it is

probably not yet present in Iceland (K. Gunnarsson, pers. comm.) or in south Spain (C. Pena-Martin, pers. comm.), and it is not mentioned in a recent overview of introduced marine species in Belgium (Kerckhof et al. 2007).

Gametophytic specimens are readily obtained in culture (Bjærke and Rueness 2004), but seem to be very rare in nature. Examinations of *H. japonica* samples in Norway have only shown vegetative or tetrasporophytic specimens (Husa and Sjøtun 2006). Gametophytes have been found in Roscoff, France (1984), Galicia, Spain (2004, 2005 and 2008) and in The Netherlands (2004) (Annex 1; M. Verlaque and J. Cabioch, pers. comm., H. Stegenga, pers. comm.). Gametophytic specimens from Galicia are placed in the SANT-Algae herbarium, University of Santiago de Compostela.

Oyster import as vector

Many of the sites of the first observation of *H. japonica* in Europe are situated near areas with oyster farming (Annex 1). In order to examine if the import of Pacific Oysters is a possible vector for introduction of *H. japonica* into Europe, information from Ruesink et al. (2005) and

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

others about main introductions and import events were summarized (Table 1). The first introduction of *Crassostrea* into Europe may have taken place from Taiwan, as a fouling organism on ships's hull before 1819 (Wolff and Reise 2002). In more recent time, imports of Pacific Oysters from the west coast of the USA and Canada to Portugal, the UK, The Netherlands, Denmark and Norway have taken place between 1926 and 1986 (Table 1). In 1966 Pacific Oysters were imported from Japan to The Netherlands, and between 1971 and 1977 an extensive import of *Crassostrea gigas* took place from the Pacific to France. During 1971-1975 adult oysters were imported from British Columbia, Canada, and were directly planted in the sea at several places in France (Grizel and Héral 1991). During 1971-1977 large amounts of spat were imported from Japan to various places in France. The spat was partly cultchless and partly set on oysters or scallop shells (Grizel and Héral 1991). The most extensive import took place to Marennes-Oléron during 1971-1975, but much was also imported to other areas in the Bay of Biscay, to Brittany, and to the Mediterranean (Grizel and Héral 1991). In addition, there were plans to import *Ostrea denselamellosa* to France from Korea in 1982 (Mann 1983), but only one record of such an import from Japan to Brittany in 1982 has been found (le Borgne and Le Pennec 1983). In 1982 the import of oysters to France from the Pacific stopped due to the discovery of a parasite in Japan (Wolff and Reise 2002).

An extensive transport of oysters for cultivation has also taken place within Europe (Ruesink et al. 2005). In order to investigate if such transport may have caused secondary introductions of *H. japonica* reports of oyster transfers within Europe from the 1970s and onwards were taken into consideration, since the first record of *H. japonica* in Europe is from 1984. Norway imported seed oysters and spat from Scotland (the UK) during 1976-1986 (Strand and Vølstad 1997), and Denmark has imported seed oysters from the UK, The Netherlands and France during the last 30 years of the last century (Nehring 2006). According to the overview and information summarized by Ruesink et al. (2005), Denmark also imported oysters from Germany in 1980, Ireland from France in 1993, The Netherlands from France during 1964-1981 and Portugal from France during 1990-1992. Spain has imported Pacific oysters from France since the 1980s (Ruesink et

al. 2005; Iglesias et al. 2005). The import of oysters from France to The Netherlands was stopped in 1981 due to the discovery of a disease (Drinkwaard 1999).

Ships as vector

Transfer of *H. japonica* by ships, e.g. in ballast water, is an alternative to transport by oyster imports. When completing the experiment with survival of thallus parts in darkness and under temperature stress 86 % of the uniseriate pseudolateral fragments of *H. japonica* had normal pigmentation and were recorded as alive in one beaker, and 63 % in the other. One of the two main shoots was without normal pigmentation in any part, while the other had normal pigmentation in several side shoots when completing the experiment (Figure 2). The viability was confirmed by a resumption of growth in fragments after two weeks in culture conditions (Figure 2).



Figure 2. Left: photo of *Heterosiphonia japonica* after 28 days in darkness and under temperature stress. Right: the development of surviving uniseriate pseudolateral fragments of *H. japonica* two weeks after the experiment (Photograph by V. Husa)

Figure 3 shows reported positions of ships in the Mediterranean and eastern parts of North Atlantic during random months in 2005 and 2006, according to the Sailwx database. The patterns of the main traffic are similar during all months. A main shipping line extends from the Suez Canal and the Mediterranean, around Portugal and into the English Channel. The coast from Brittany and northwards through the English Channel is also a very busy shipping route up to Germany and Denmark. The coast of south Norway also represents a main shipping line, and the North Sea is in general busy, specially the south and southeast part. Some areas with relatively little traffic seem to be the Bay of Biscay, the waters around Ireland and the western and northern part of the UK. In the

K. Sjøtun et al.

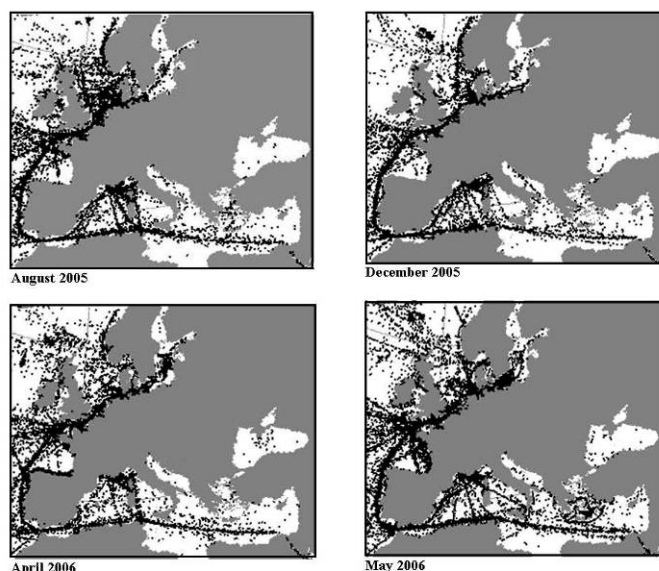


Figure 3. Data from the web page Sailwx showing positions of ships in European waters (see Figure 1 for names) during 4 random months in 2005-2006

Mediterranean the busiest shipping lines appear to be on the Mediterranean coast of France and Spain.

Discussion

*Introduction of *H. japonica* to Europe*

In order to assess possible vectors involved in the introduction of a species it is crucial to know the donor region of the species in question. Outside Europe *H. japonica* is reported from Korea (Choi 2001), China, Japan, Russia, Alaska and California (according to references in the database AlgaeBase, Guiry and Guiry 2008). However, according to S. Lindstrom (pers. comm.), *H. japonica* is not present in north-west America. The north-west American *H. densiuscula* was called *H. japonica* for a period since Abbott (1972) considered these two to be conspecific (S. Lindstrom, pers. comm.). *H. japonica* and *H. densiuscula* separate clearly

from each other with regard to morphology (Choi 2001), and Choi (2001) regards these as two separate species. Since *H. japonica* is not present in British Columbia (Canada), the introduction to Europe of this species cannot have followed from the import of oysters from British Columbia to European countries, and the donor region of the European *H. japonica* must be the western Pacific (Korea, China or Japan). While European material of *H. japonica* was genetically similar to Korean material when analysed by using *cox2-3* spacer (Bjærke 2004), no comparisons have been made between European and Chinese or Japanese material of *H. japonica*.

In order to assess the most likely vector for an introduction it is equally important to localize the first site of arrival. It is not known to what extent the reports of *H. japonica* from various parts of Europe actually reflect the time of establishment of this species in each area. Some areas have probably been more searched than

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

others, and e.g. in France and South Europe there are several red algae with a similar habit as *H. japonica*, which may have made it difficult to spot the new species (Peña and Bárbara 2006). However, it is likely that the now reported first site of observation, Brittany in France, actually is the first site where *H. japonica* became established in Europe. Brittany was one of the main areas for import of oyster spat from Japan to Europe in the 1970s (Grizel and Héral 1991), and this import seems to be a very likely vector for the first introduction of *H. japonica* to Europe. There are several ways in which algae, like *H. japonica*, may have hitchhiked with imported oysters. Algal material may have been used as cover during transport. The oyster spat was transported to Europe partly set on shells, and a number of species may have survived transport growing on these shells. Some measures were taken to prevent introduction of new species to France, like immersion of the spat in fresh water for some time (Grizel and Héral 1991), but it is not known how efficient this was or how well this treatment was carried out. *H. japonica* was not registered in Brittany until several years after the main period of oyster import from Japan had stopped, but in some cases it takes time before introduced species build up large enough populations to become discovered.

Even though imports of oyster spat from Japan to France is a very likely vector for the introduction of *H. japonica* to Europe, we cannot rule out that the European *H. japonica* may have another donor region than Japan, or that there may have been multiple introductions of *H. japonica* from the western Pacific to Europe. The invasive kelp *Undaria pinnatifida* is an example of a species which may have spread with several vectors to different parts of the world (Voisin et al. 2006). In addition to its arrival in the Mediterranean with oysters (Voisin et al. 2006), *U. pinnatifida* has also probably spread to other parts of the world by ships (Wallentinus 2007). *H. japonica* may have spread in a similar way, by both oyster transfers and ships. The result of the experiment with survival during a simulated journey in ballast water shows that thallus parts and fragments of uniseriate pseudolaterals of *H. japonica* are capable of surviving in total darkness and under temperature stress for a considerable amount of time, at least as long as a journey by a bulk carrier takes from Korea to Le Havre. A high survival of *H. japonica* sporelings after 40 days in darkness was also observed by

Bjærke and Rueness (2004). Survival of fragments and small thallus parts is sufficient for successful establishment of *H. japonica* at a site of arrival, since uniseriate pseudolateral branches of this species show great ability to regenerate at a variety of temperatures (Husa and Sjøtun 2006).

However, the experiment simulating a journey in ballast water only takes temperature stress and light deficiency for algal fragments in ballast water into consideration. Other types of stress, e.g. burial of algal fragments in sediments, variation in salinity or hypoxic or even anoxic conditions, may be more important than temperature and light in limiting transportation success of live algae by ballast water. On the other hand, Flagella et al. (2007) did not find the physical conditions in ballast tanks they sampled to be lethal for macroalgal species, and David et al. (2007) identified as many as 120 early macroalgal stages per litre ballast water in ships in a Mediterranean harbour.

Spreading of *H. japonica* in Europe

About 25 years after the first observation of *H. japonica* in Europe it is widespread in both south and north Europe. *H. japonica* is found in a variety of marine habitats, but does not tolerate much wave-exposure (Husa et al. 2004) and grows poorly at 15 psu or below (Bjærke and Rueness 2004). It grows abundantly as an epiphyte, on any type of solid substratum, or it can grow loose on soft substratum (Husa et al. 2004). Thus, there are few stretches along the European coasts where the physical conditions would be unfavourable for establishment, once the species has arrived.

H. japonica may spread naturally, by spores or fragments carried by currents, or it may spread by growing attached to loose buoys or other drifting items. However, *H. japonica* has spread over large areas in relatively short time in Europe. It has also spread countercurrent in some places, e.g. southwards and eastwards along the Norwegian and southwards along the Swedish west coast. This suggests that some direct human-mediated secondary spread of the species is most likely in these cases.

After the import stop of Pacific Oysters from Japan in 1982, oysters have frequently been transferred between many countries within Europe. *H. japonica* may have spread to Galicia (NW Spain) during the 1980s by ships or oyster transfers. Galicia is one of the main oyster

cultivation areas in Spain, and Spain has been importing oysters from France from the 1980s onwards (Iglesias et al. 2005). The establishment of *H. japonica* in Ireland may possibly have been a result of oyster imports from France during the 1990s, since the site where it was found is close to an oyster farm, and in addition relatively little boat traffic connects Ireland with the English Channel and Spain. The oyster cultivation in the Mediterranean is likely to have caused the spreading of *H. japonica* between the Atlantic and the Mediterranean coasts, since the process of oyster cultivation in France involves frequent transfers of oysters between the Mediterranean and the Atlantic coast (Mineur et al. 2007b). In addition, one cannot rule out that *H. japonica* may have spread into the Mediterranean as a result of transport of other bivalves than oysters for cultivation (see e.g. Breber 1985).

H. japonica is reported to grow well in oyster beds in The Netherlands and in the Mediterranean (Haydar and Wolff 2003; Mineur et al. 2005). The fact that oyster beds represent a good habitat for *H. japonica* does not necessarily mean that oysters are the vector for introduction to the area, even though it cannot be ruled out in the cases where *H. japonica* has first been recorded in an area close to an oyster cultivation site. The first record of *H. japonica* in The Netherlands was in 1994 in an empty oyster farm, and it was suggested that oyster transfer was the vector of introduction (Maggs and Stegenga 1999). However, the import stop of oysters from France to The Netherlands as early as in 1981 (Drinkwaard 1999) makes oyster imports a less likely vector for the introduction of *H. japonica* to The Netherlands. *H. japonica* can also have spread naturally northwards along the coast from Brittany, but the fact that it is not recorded in Belgium suggests that there has been a vector involved for the spreading to the North Sea.

An alternative to transport with oysters in the North Sea is transport of *H. japonica* by other types of shellfish or by ships. The coasts around the North Sea, specially the south and southeast part including the western part of the Baltic Sea have busy shipping lines. The fact that *H. japonica* is not yet recorded in the Baltic Sea, other than along parts of the Swedish west coast, is probably due to a lethal salinity limit of 10 psu to the species (Bjærke 2004). The spreading of *H. japonica* along the Norwegian southwest coast and along the Swedish west coast is most likely facilitated by boat traffic, since this is a

busy shipping area of cargo, fishing and leisure boats. Along the Norwegian coast *H. japonica* has been observed to spread very rapidly (Husa et al. 2004). The high rate and pattern of spreading within Norway suggest that the local spread is most likely due to boat traffic along the coast (Husa et al. 2004). Bjærke (2004) analysed samples of *H. japonica* from several places along its area of distribution in Norway by the AFLP fingerprint method. She found different groupings and high similarity between the northernmost and the southernmost samples, suggesting both multiple secondary introductions into Norway and spreading from site to site along the coast.

H. japonica may spread short distances by ship's traffic in a number of ways, e.g. attached to the hull of ships or growing on ropes, or other types of equipment transported by ships, as well as on buoys, as fragmented thalli in ballast water or other water bodies transported by ships e.g. for transportation of fish, or entangled in different types of fishing gear or equipment used in aquaculture. Under stressed conditions *H. japonica* is easily fragmented, and the fragments have a high rate of survival and regeneration after exposure to high environmental stress (Husa and Sjøtun 2006). However, since *H. japonica* has a relatively fragile thallus and is e.g. not found in wave-exposed areas, it is not very likely to have spread over long distances attached to the hull of ships. On the other hand, in a study of benthic algae growing on hulls of ships arriving in Mediterranean harbours a number of small and delicate species in the order Ceramiales were observed (Mineur et al. 2007a).

H. japonica may also have spread by ballast water within Europe. The first recording of *H. japonica* in North Europe was from a site close to Bergen (Lein 1999), which is one of the main ports in Norway. A study of origin of ballast water from ships arriving at the oil terminals around Bergen showed that the main part of the ballast water came from ports between North France and Germany (Dragsund et al. 2007). However, not far from the locality where *H. japonica* was first observed in Norway, an oyster producer was keeping imported oysters from south Europe in tanks during the 1990s, with water running from the tanks directly to the sea (S. Mortensen, pers. comm.). If *H. japonica* were growing on the oysters, fragments or spores of *H. japonica* would easily escape to the surrounding areas. Thus, we cannot rule out that oyster import was the vector for the first

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

introduction to Scandinavia. This demonstrates how difficult it is to determine vectors for introductions, and also how difficult it is to limit secondary introductions.

Acknowledgements

We are very grateful for information on distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe, kindly provided by PI Aasen, I Bárbara, J Cabioch, CN Campbell, MD Guiry, K Gunnarsson, J Karlsson, FC Küpper, S Kraan, R Lord, CA Maggs, F Moy, R Nielsen, C Pena-Martin, F Rindi, J Rueness, A Secilla, A Sfriso, H Steen, H Stegenga and M Verlaque. S Lindstrom has given us information on the occurrence of the genus *Heterosiphonia* in British Columbia, Canada. J Grall and K Collins have provided samples from maerl beds from Brittany and south England, respectively. Data on distribution of *H. japonica* from northwest Spain have been collected through the projects PGIDIT03PXIB10301PR (Xunta de Galicia) and CGL2006-03576/BOS (Ministerio de Educación y Ciencia, FEDER). We are grateful to HC Seo for translating part of an article (Choi 2001) from Korean. Permission to use data from the web page Sailwx was given by the web master of the page. The study has been supported by the Research Council of Norway.

References

Abbott I (1972) Taxonomic and nomenclatural notes on North Pacific marine algae. *Phycologia* 11: 259-265

Axelius B, Karlson J (2004) Japanplym, ny rödalg för Sverige. (*Heterosiphonia japonica* new for Sweden). *Svensk botanisk tidskrift* 98: 268-273

Bárbara I, Cremades J, Veiga AJ, López Rodríguez MC (2003) *Dasyisiphonia* sp. (Ceramiales, Dasyaceae) nuevo rodófito alóctono para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60: 440-443

Bjærke MR (2004) Molecular and ecological studies on introduced marine macroalgae in Norwegian waters. Dr. Scient. thesis, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, University of Oslo

Bjærke MR, Rueness J (2004) Effects of temperature and salinity on growth, reproduction and survival in the introduced red alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Botanica Marina* 47: 373-380

Boudry P, Heurtebise S, Collet B, Cornette F, Gerard A (1998) Differentiation between populations of the Portuguese oyster, *Crassostrea angulata* (Lamark) and the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), revealed by mtDNA RFLP analysis. *Journal of experimental marine biology and ecology* 226: 279-291

Breber P (1985) L'introduzione e l'allevamento in Italia dell'arsella del Pacifico, *Tapes semidecussatus* Reeve (Bivalvia; Veneridae). *OEBALIA* 11: 675-680

Choi H-G (2001) Morphology and reproduction of *Heterosiphonia pulchra* and *H. japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Algae* 16: 387-409

Choi H-G, Kraft GT, Lee IK, Saunders GW (2002) Phylogenetic analyses of anatomical and nuclear SSU rDNA sequence data indicate that the Dasyaceae and Delesseriaceae (Ceramiales, Rhodophyta) are polyphyletic. *European Journal of Phycology* 37: 551-569

David M, Gollasch S, Cabrini M, Perković M, Bošnjak D, Virgilio D (2007) Results from the first ballast water sampling study in the Mediterranean Sea - the Port of Koper Study. *Marine Pollution Bulletin* 54: 53-65

Dragsund E, Botnen H, Jelmert A, Hackett B (2007) Utredning av områder for utskifting av ballastvann. Rapport for Direktoratet for naturforvaltning Report no. 2007-0324

Drinkwaard AC (1999) Introductions and developments of oysters in the North Sea area: a review. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52: 301-308

Flagella MM, Verlaque M, Soria A, Buia MC (2007). Macroalgal survival in ballast water. *Marine Pollution Bulletin* 54: 1395-1401

Gollasch S (2006) Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters. *Helgolander Marine Research* 60: 84-89

Grizel H, Héral M (1991) Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *The ICES journal of marine science* 47: 399-403

Guiry MD, Guiry GM (2008) *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. Accessed on 30 January 2008

Haydar D, Wolff WJ (2003) *Crassostrea gigas* as a Vector for Alien Species Introductions in Northwest European Coastal Waters, Proceedings of the Third International Conference on Marine Bioinvasions, La Jolla, California, March 16-19, 2003, p 56

Hewitt CL, Campbell ML, Schaffelke B (2007) Introductions of seaweeds: accidental transfer pathways and mechanisms. *Botanica Marina* 50: 326-337

Husa V, Sjøtun K (2006) Vegetative reproduction in "*Heterosiphonia japonica*" (Dasyaceae, Ceramiales), an introduced red alga on European coasts. *Botanica Marina* 49: 191-199

Husa V, Sjøtun K, Lein TE (2004) The newly introduced species *Heterosiphonia japonica* Yendo (Dasyaceae, Rhodophyta): geographical distribution and abundance at the Norwegian southwest coast. *Sarsia* 89: 211-217

Husa V, Sjøtun K, Brattenborg N, Lein TE (2008) Changes of macroalgal biodiversity in sublittoral sites in southwest Norway; impact of an introduced species or higher temperature? *Marine Biology Research* 4: 414-428

Iglesias D, Rodríguez L, Montes J, Conchas RF, Pérez JL, Fernández M, Guerra A (2005) Estudio de viabilidad del cultivo de ostra rizada *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) en diferentes rías gallegas. Primeros resultados biológico-productivos. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 21: 293-309

K. Sjøtun et al.

- Kerckhof F, Haelters J, Gollasch S (2007) Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters. *Aquatic Invasions* 2: 243-257
- Le Borgne Y, Le Pennec M (1983) Élevage expérimental de l'huître asiatique *Ostrea denselamellosa* (Lischke). *Vie marine* 5: 22-28
- Lein TE (1999) A newly immigrated red alga (*Dasy-siphonia*, Dasyaceae, Rhodophyta) to the Norwegian coast. *Sarsia* 84: 85-88
- Maggs CA, Stegenga H (1999) Red algal exotics on the North Sea coasts. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52: 243-258
- Mann R (1983) The role of introduced bivalve mollusc species in mariculture. *Journal of the World Mariculture Society* 14: 546-559
- Mineur F, Belsher T, Johnson MP, Maggs CA, Verlaque M (2005) Assessment of the dispersal risks of the exotic flora of the Thau Lagoon. In *Propagule pressure: Shellfish industry. Final report. 5th PCRD European Programme. Algal Introductions to European Shores*
- Mineur F, Johnson MP, Maggs CA, Stegenga H (2007a) Hull fouling on commercial ships as a vector of macroalgal introduction. *Marine Biology* 151: 1299-1307
- Mineur F, Belsher T, Johnson MP, Maggs CA, Verlaque M (2007b) Experimental assessment of oyster transfers as a vector for macroalgal introductions. *Biological Conservation* 137: 237-247
- Nehring S (2006) NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Crassostrea gigas*. From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS. <http://www.nobanis.org>, Date of access 19/12/2007
- O'Foighil D, Gaffney PM, Wilbour AE, Hilbish TJ (1998) Mitochondrial cytochrome oxidase I gene sequences support an Asian origin for the Portuguese oyster *Crassostrea angulata*. *Marine Biology* 131: 497-503
- Peña V, Bárbara I (2006a) Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63: 13-26
- Peña V, Bárbara I (2006b) Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas. *Nova Acta Científica Compostelana* 15: 7-25
- Reise K, Gollasch S, Wolff WJ (1999) Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52: 219-234
- Ruesink JL, Lenihan HS, Trimble AC, Heiman KW, Micheli F, Byers BE, Kay MC (2005) Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 643-689
- Sfriso A, Curiel D (2007) Check-list of seaweeds recorded in the last 20 years in Venice lagoon, and a comparison with the previous records. *Botanica Marina* 50: 22-58
- Stegenga H (1997) Een nieuwe Japanse invasie- vooraf een systematisch probleem. *Het Zeeblad* 57: 109-133
- Strand Ø, Vølstad JH (1997) The Molluscan Fisheries and Culture of Norway. NOAA Technical Report NMFS129: 7-24
- Thomsen MS, Wernberg T, Stæhr P, Krause-Jensen D, Risgaard-Petersen N, Silliman BR (2007) Alien macroalgae in Denmark – a broad-scale national perspective. *Marine Biology Research* 3: 61-72
- Verlaque M (2001) Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta* 24: 29-49
- Verlaque M, Ruitton S, Belsher T, Mineur F (2005) Quantitative study of the exotic flora of the Thau lagoon. In *5th PCRD European Programme "Aliens" Algal Introductions to European shores. Final Report 2005*
- Voisin M, Engel CR, Viard F (2005) Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. Maritime traffic effects. *PNAS* 102: 5432-5437
- Wallentinus I (2006) Sprider sig de främmande algerna och äts de av några? Havsmiljön. Aktuell rapport om miljötillståndet i Kattegatt, Skagerrak och Öresund. December 2006: 16
- Wallentinus I (2007) Alien species alert: *Undaria pinnatifida* (wakame or Japanese kelp). ICES Cooperative Research Report No. 283, 36 pp
- Wolff WJ, Reise K (2002) Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into northern and western European coastal waters. In: Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S (eds) *Invasive Aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp 193-205
- Yendo K (1920) *Novae Algae Japoniae*. The Botanical Magazine Tokyo 34: 1-12

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

Annex 1

Recordings of *Heterosiphonia japonica* in Europe. The year of first observation in various countries is given. Information is based on personal communication, unpublished data (V Peña and I Bárbara) and publications. Available information about reproductive status of *Heterosiphonia japonica* in samples is included. * shows year of first recording in a country, *** indicates an oyster cultivation farm nearby

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
Denmark					
Fredrikshavn, Kattegat	57°27' N	10°33' E	2004**		R Nielsen (pers. comm.)
Hirsholmene, Kattegat	57°29' N	10°36' E	2005		R Nielsen (pers. comm.)
Dråby Vig, Limfjorden, Denmark	56°52' N	08°51' E	2005		Thomsen et al. (2007), verified by R Nielsen
Gjeller Odde, Limfjorden	56°35' N	08°18' E	2005		Thomsen et al. (2007), verified by R Nielsen
Thisted Bredning, Limfjorden	56°57' N	08°47' E	2005		Thomsen et al. (2007), verified by R Nielsen
France					
Roscoff, Brittany	48°43' N	03°59' W	1984**	*** Female gametophytes	M Verlaque and J Cabioch (pers. comm.)
Thau lagoon, Mediterranean	43°25' N	03°39' E	May 1998	Subtidal in shellfish farm*** Tetrasporophytic plants	Verlaque (2001), M Verlaque (pers. comm.)
Rozegat, Brittany	48°19' N	04°23' W	September 2003	Subtidal on maërl bed	V Peña and J Grall, unpublished data; SANT-Algae
Camaret, Brittany	48°17' N	04°34' W	November 2004	Subtidal on maërl bed	V Peña and J Grall, unpublished data; SANT-Algae
Golf, Brittany	47°31' N	02°53' W	November 2004	Subtidal on maërl bed	V Peña and J Grall, unpublished data
Mount St. Michel	48°37' N	01°30' W	August 2001	***	I Bárbara, unpublished data; SANT-Algae
Thau lagoon, Mediterranean	43°25' N	03°38' E	April 2002	Subtidal in shellfish farm**	Verlaque et al. (2005), M Verlaque (pers. comm.)
Thau lagoon, Mediterranean	43°26' N	03°38' E	2002	Subtidal in shellfish farm** Not recorded outside the Thau lagoon	Verlaque et al. (2005), M Verlaque (pers. comm.)
Thau lagoon, Mediterranean	43°23' N	03°34' E	2002	Subtidal in shellfish farm*** Not recorded outside the Thau lagoon	Verlaque et al. (2005), M Verlaque (pers. comm.)
Thau lagoon, Mediterranean	43°22' N	03°33' E	2002	Subtidal in shellfish farm*** Not recorded outside the Thau lagoon	Verlaque et al. (2005), M Verlaque (pers. comm.)
Thau lagoon, Mediterranean	43°25' N	43°25' N	2002	Subtidal in shellfish farm*** Not recorded outside the Thau lagoon	Verlaque et al. (2005), M Verlaque (pers. comm.)
Logonna, Brittany	48°19' N	04°19' W	April 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and J Grall, unpublished data; SANT
Rade de Brest, Brittany	48°20' N	04°29' W	April 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and J Grall, unpublished data; SANT
Belle Île, Brittany	47°19' N	03°07' W	April 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and J Grall, unpublished data; SANT
Morlaix, Brittany	48°42' N	03°56' W			V Peña and J Grall, unpublished data; SANT
Arcachon Basin, Gironde	44°39' N	01°14' W			M Verlaque (pers. comm.)

K. Sjøtun et al.

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
Ireland					
Newquay, Co. Clare	53°09' N	09°04' W	2002*	Intertidal and below *** Not recorded outside the area	S Kraan, F Rindi and MD Guiry, verified by V Husa
Italy					
Sea coastline of Lido island, Venice lagoon			1999*	*** Not recorded outside the Venice lagoon	Sfriso and Curiel (2007), A Sfriso (pers. comm.)
The Netherlands					
Yerseke, Oosterschelde	51°29' N	04°04' E	1994*	*** Abandoned oyster farm	Stegenga (1997)
Strijenham, Oosterschelde	51°31' N	04 09' E	1994		Stegenga (1997)
Oosterschelde	51°31' N	04 08' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°28' N	04°07' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°31' N	03°59' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°33' N	03°54' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°37' N	03°53' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°36' N	03°41' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Grevelingen	51°45' N	03°50' E	1995		H Stegenga (pers. comm.)
Gorishoek, Oosterschelde	51°31' N	04°04' E	May 2004	Female and male gametophytes	H Stegenga (pers. comm.)
Grevelingen	51°46' N	03°52' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Grevelingen	51°47' N	03°53' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Grevelingen	51°43' N	03°59' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Grevelingen	51°42' N	04°05' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Grevelingen	51°40' N	04°05' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Sint Phillipsland	51°36' N	04°10' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°35' N	03°59' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°36' N	03°58' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°37' N	03°56' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°38' N	03°52' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°40' N	03°44' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°38' N	03°42' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°38' N	03°43' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°37' N	03°40' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°36' N	03°43' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°36' N	03°51' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°32' N	03°54' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°29' N	04°12' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Oosterschelde	51°30' N	04°10' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Canal through Zuid-Beveland	51°28' N	04°00' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
The Netherlands					
Veerse Meer	51°30' N	03°51' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Westerschelde estuary, near Vlissingen	51°26' N	03°36' E	2005		H Stegenga (pers. comm.)
Norway					
Skårsundet, Austevoll	60°08' N	05°09' E	1996*	Subtidal ***	Lein (1999)
Skogsoy	58°00' N	07°34' E	November 2000	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Hoersholmen	58°27' N	05°53' E	November 2000	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Laksholmen	58°55' N	05°34' E	November 2000	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Sauholmen	59°04' N	05°25' E	November 2000	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Selen	59°15' N	05°21' E	November 2000	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Hansavågen	59°25' N	05°14' E	November 2000	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Hestholmen A	62°12' N	05°28' E	February 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Haakonsholmen	62°20' N	05°47' E	February 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Grisholmen	62°20' N	05°46' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Tereyholmen	62°31' N	06°13' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Lyngholmen	62°31' N	06°12' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Pampusholmane	62°31' N	06°11' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Fugløya	63°05' N	07°46' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Hansøya	63°06' N	07°48' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Ramsøya	63°11' N	07°56' E	February 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Store Havreøya	63°19' N	08°10' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Henningsholmen	63°18' N	08°10' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Grønskaget	63°18' N	08°07' E	February 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Klubbeneset	61°52' N	05°11' E	March 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Notaholmen	62°41' N	06°41' E	March 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Saugøy	56°34' N	05°08' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Romsholmen	59°35' N	05°08' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Nautøy	59°35' N	05°08' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Teleysund	59°56' N	05°15' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Smedasundet	59°55' N	05°16' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Blaenesøy	59°59' N	05°15' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Herdlesund	60°33' N	04°57' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Lykløy	60°33' N	04°57' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Ystøya	60°33' N	04°57' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Steinholmen	60°40' N	04°54' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)

K. Sjøtun et al.

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
Norway					
Toska	60°39' N	04°57' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Feitholmen	60°43' N	04°53' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Guleskjeret A	60°56' N	04°57' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Bjørøy	60°56' N	04°58' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Lyngholmen	60°56' N	04°58' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Røyrvika	61°03' N	04°49' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Samsonholmen	61°03' N	04°49' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Tårnholmen	61°04' N	04°49' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Hasløy	61°13' N	04°58' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Sauesundøy	61°19' N	05°02' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Grovholmen	61°19' N	05°01' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Flatøy 3	61°19' N	05°02' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Svanøya	61°29' N	05°02' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Nekkoysundet	61°34' N	04°56' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Hestøy	61°34' N	04°51' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Hollendervågen	61°36' N	04°52' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Langøya	61°36' N	04°50' E	April 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Smørhamn	61°46' N	04°56' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Benken	61°46' N	04°57' E	April 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Bukkasundet	60°14' N	05°12' E	August 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Eggholmen	60°15' N	05°12' E	August 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Flatevossen	60°16' N	05°12' E	August 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Tysøy	60°18' N	05°09' E	August 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Håkjærholmen	60°19' N	05°09' E	August 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Kvitura	60°18' N	05°12' E	August 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Sletta	60°16' N	05°12' E	August 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Rossevik	60°17' N	05°08' E	August 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Grønavik	60°14' N	05°08' E	August 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Kuøy	60°04' N	05°04' E	August 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Kjøholmen	60°05' N	05°12' E	September 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Parakholmen	60°07' N	05°13' E	September 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Lamboøy	60°06' N	05°15' E	September 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Hausneset	60°15' N	05°17' E	September 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Herøy	60°14' N	05°16' E	September 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Moldvikane	60°13' N	05°15' E	September 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Bjelkarøy	60°14' N	05°13' E	September 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
Norway					
Kvalvik	60°12' N	05°10' E	September 2001	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2004)
Grimseidpollen	60°15' N	05°16' E	September 2001	Poll, subtidal	Husa et al. (2004)
Eidespollen	60°14' N	05°03' E	September 2001	Poll, subtidal	Husa et al. (2004)
Spildepollen	60°14' N	05°03' E	September 2001	Poll, subtidal	Husa et al. (2004)
Førdespollen	60°12' N	05°09' E	September 2001	Poll, subtidal	Husa et al. (2004)
Skogsvågen	60°15' N	05°05' E	September 2001	Poll, subtidal	Husa et al. (2004)
Busepollen	60°03' N	05°12' E	September 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Fjæreidpollen	60°23' N	05°02' E	September 2001	Subtidal, sand	Husa et al. (2004)
Terneholmen, Arendal	58°27' N	08°45' E	August 2002		F Moy (pers. comm.)
Buøy, Arendal	58°30' N	08°54' E	October 2002		F Moy (pers. comm.)
Svanøya	61°29' N	05°02' E	August 2003	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Nekkøya	61°34' N	04°56' E	August 2003	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2008)
Fanøyvågen	61°37' N	04°48' E	August 2003	Subtidal, sand	Husa et al. (2008)
Skorpa	61°37' N	04°50' E	August 2003	Subtidal, sand	Husa et al. (2008)
Batalden	61°38' N	04°49' E	August 2003	Subtidal, sand	Husa et al. (2008)
Smørhavn	61°46' N	04°56' E	August 2003	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Husevågsoy	61°53' N	05°07' E	August 2003	Subtidal, sand	Husa et al. (2008)
Gangsoy	61°53' N	05°07' E	August 2003	Subtidal, sand	Husa et al. (2008)
Høvåg, Lillesand	58°10' N	08°14' E	2004		J Rueness (pers. comm.)
Langøy	61°03' N	04°43' E	August 2004	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Utvær west	61°02' N	04°30' E	August 2004	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Utvær, south	61°02' N	04°31' E	August 2004	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2008)
Steinsundholmen	61°04' N	04°49' E	August 2004	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2008)
Tårnholmen	61°04' N	04°50' E	August 2004	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2008)
Steinsund bru	61°03' N	04°49' E	August 2004	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Steinsundøy	61°03' N	04°50' E	August 2004	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Flatøy	61°03' N	04°43' E	August 2004	Subtidal, hard rock	Husa et al. (2008)
Skogaholmen	61°02' N	04°43' E	August 2004	Subtidal, hard rock, sand	Husa et al. (2008)
Arøy, Kragerø	58°53' N	09°34' E	August 2004		F Moy (pers. comm.)
Drøbak	59°39' N	10°37' E	January 2005		J Rueness (pers. comm.)
Stølsvika, Arendal	58°25' N	08°45' E	June 2005		F Moy (pers. comm.)
Bastua, Arendal	58°24' N	08°44' E	June 2005		F Moy (pers. comm.)
Tvillingholmen, Grimstad	58°18' N	08°34' E	June 2005		F Moy (pers. comm.)
Lamholmen, Lillesand	58°14' N	08°23' E	June 2005		F Moy (pers. comm.)
Kvåsefjorden, Kristiansand	58°07' N	08°11' E	June 2005		F Moy (pers. comm.)

K. Sjøtun et al.

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
Norway					
Grønsfjorden, Lindesnes	57°58' N	07°03' E	June 2005		F Moy (pers. comm.)
Ålø, Søgne	58°02' N	07°41' E	September 2005		PA Åsen (pers. comm.)
Grønsfjorden, Lindesnes	58°02' N	07°02' E	September 2005		PA Åsen (pers. comm.)
Sandefjorden	59°04' N	10°14' E	November 2005		H Steen (pers. comm.)
Risør	58°42' N	09°14' E	November 2005		H Steen (pers. comm.)
Lauvvika	58°53' N	05°02' E	July 2006		F Moy (pers. comm.)
Langøya	62°50' N	07°07' E	August 2006		F Moy (pers. comm.)
Flåøy, Tingvollfjorden	62°45' N	08°27' E	August 2006		F Moy (pers. comm.)
Tvekremlholmen, Tingvollfjorden	62°59' N	08°01' E	August 2006		F Moy (pers. comm.)
Øyaholmen, Dalsøya	61°21' N	05°21' E	August 2006		F Moy (pers. comm.)
Spain					
Ría de Muros- Noia, Galicia	42°45' N	09 04' W	August 1988*	Intertidal and subtidal Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Ferrol, Galicia	43°27' N	08°18' W	September 1988	Intertidal and subtidal Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°13' N	08°44' W	March 1994	Intertidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de A Coruña, Galicia	43°21' N	08°23' W	July 1994	Intertidal and subtidal Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Port of Bilbao	43°21' N	03°01' W	1995	On jetties in the port at 1- 6 meters depth	A Secilla, verified by I Bárbara
Ría de Arousa, Galicia	42°32' N	08°56' W	July 1995	Intertidal and subtidal Tetrasporophytic plants	Bárbara et al. (2003); Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°32' N	08°52' W	January 1997	Intertidal and subtidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°31' N	08°49' W	January 1997	Intertidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°34' N	08°56' W	April 1997	Intertidal and subtidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°29' N	08°50' W	January 1998	Intertidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Barrañán, Galicia	43°18' N	08°32' W	August 1998	Intertidal and subtidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Viveiro, Galicia	43°44' N	07°37' W	September 2002	Subtidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°34' N	08°57' W	January 2004	Intertidal and subtidal Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°15' N	08°44' W	March 2004	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°14' N	08°47' W	March 2004	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara , unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°35' N	08°54' W	April 2004	Subtidal on maërl bed Female and tetrasporophytic plants	SANT-Algae 19533 (V Peña, unpublished data)
Ría de Arousa, Galicia	42°33' N	08°58' W	April 2004	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°29' N	08°53' W	June 2004	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data

Distribution of *Heterosiphonia japonica* in Europe

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and Additional information	Source
	Latitude	Longitude			
Spain					
Ría de Pontevedra, Galicia	42°24' N	08°42' W	June 2004	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Pontevedra, Galicia	42°24' N	08°44' W	June 2004	Subtidal on gravel	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Pontevedra, Galicia	42°23' N	08°43' W	June 2004	Subtidal on gravel Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°36' N	08°52' W	July 2004	Subtidal on maërl bed Female and tetrasporophytic plants	SANT-Algae 19534 (V Peña, unpublished data)
San Ciprián, Galicia	43°42' N	07°28' W	September 2004	Intertidal and subtidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°14' N	08°49' W	September 2004	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°15' N	08°46' W	September 2004	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°14' N	08°51' W	September 2004	Subtidal on gravel	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°15' N	08°50' W	September 2004	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°15' N	08°48' W	September 2004	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°16' N	08°42' W	September 2004	Subtidal on gravel, sand	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°15' N	08°42' W	September 2004	Subtidal on gravel, sand	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Bay of Plentzia, outside the Port of Bilbao	43°25' N	02°57' W	2005	Subtidal Tetrasporophytic plants	A Secilla, verified by I Bárbara
Ría de Pontevedra, Galicia	42°20' N	08°48' W	February 2005	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Aldán, Galicia	42°17' N	08°49' W	February 2005	Subtidal on gravel	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Aldán, Galicia	42°17' N	08°50' W	February 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°13' N	08°45' W	May 2005	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°13' N	08°46' W	May 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Pontevedra, Galicia	42°22' N	08°44' W	June 2005	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°34' N	08°53' W	June 2005	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°34' N	08°55' W	June 2005	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42° 33' N	08°59' W	June 2005	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°32' N	08°58' W	June 2005	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°31' N	08°58' W	June 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°31' N	09°00' W	June 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°29' N	08°59' W	June 2005	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006b); SANT-Algae

K. Sjøtun et al.

Annex 1 (continued)

Location	Geographic coordinates		Date	Site description and	Source
	Latitude	Longitude		Additional information	
Spain					
Ría de Arousa, Galicia	42°29' N	09°00' W	June 2005	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006b); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°28' N	09°00' W	June 2005	Subtidal on maërl bed Female and tetrasporophytic plants	Peña and Bárbara (2006b); SANT-Algae
Ría de Pontevedra, Galicia	42°19' N	08°46' W	June 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
San Ciprián, Galicia	43°42' N	07°27' W	July 2005	Subtidal	Peña and Bárbara (2006a); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°30' N	08°53' W	August 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°30' N	08°55' W	August 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°33' N	08°53' W	November 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°30' N	08°52' W	November 2005	Subtidal on maërl bed	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Vigo, Galicia	42°11' N	08°53' W	December 2005	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006b); SANT-Algae
Ría de Muros-Noia, Galicia	42°47' N	09°01' W	June 2006	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Pontevedra, Galicia	42°23' N	08°55' W	June 2006	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006b); SANT-Algae
Ría de Vigo, Galicia	42°12' N	08°53' W	June 2006	Subtidal on maërl bed	Peña and Bárbara (2006b); SANT-Algae
Ría de Arousa, Galicia	42°31' N	08°53' W	August 2006	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Ría de Arousa, Galicia	42°32' N	08°55' W	May 2008	Subtidal on maërl bed Male plant	V Peña and I Bárbara, unpublished data
Sweden					
Sydskoster	58°51' N	10°02' E	2002*		Axelius and Karlsson (2004)
Eleven	58°53' N	10°59' E	October 2003	Subtidal protected	Axelius and Karlsson (2004)
Medskär	58°52' N	11°04' E	October 2003	Subtidal protected	Axelius and Karlsson (2004)
Persgrunden	58°41' N	10°50' E	2004	Wave exposed	J Karlsson (pers. comm.)
Vinga	57°37' N	11°36' E	2006	Subtidal	Wallentinus (2006)
UK					
Milford Haven, Wales	51°42' N	05°02' W	1999*		CA Maggs (pers. comm.)
Allurrie Point, Moray Firth, Scotland	57°31' N	04°09' W	2004	Stony shore. *** 5 yrs earlier	FC Küpper and CN Campbell (pers. comm.)
Bembridge, Isle of Wight	50°41' N	01°04' W	April 2005		R Lord, verified by CA Maggs
Poole Bay, Dorset	50°39' N	01°52' W	May 2005	Subtidal on maërl bed Tetrasporophytic plants ***	V Peña and K Collins, unpublished data

GENERAL SUMMARY.

The present doctoral thesis is focused on the phycological study of the maërl beds and gravel bottoms in Galicia (Iberian Peninsula). According to the objectives, it was arranged into four main chapters: (1) Distribution of the maërl beds and maërl shape classes, (2) Floristic study of the maërl beds and gravel bottoms, (3) Seasonality of the maërl community and (4) Conservation status of the maërl beds. Each chapter comprises an introduction, objectives, methodology, results and discussion as well as contributions as articles published in journals.

A total of 1117 georeferenced surveys were carried out by dredge and SCUBA diving from lower intertidal to 47 m depth, in eight Galician rías (Viveiro, Barqueiro, Ferrol, Camariñas, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra and Aldán, and Vigo), between November 2003 and June 2009. In order to identify the associated flora of maërl beds and gravel bottoms as well as the maërl-forming species, 1602 samples were collected from both habitats. The Galician maërl shape classes were studied on 130 samples obtained from different rías and depth range. In addition, a study of long-term changes in the Galician maërl beds was carried out based on the information provided in references. The conservation status of the Galician maërl community was assessed according to the main impacts: invasions by non-native species, aquaculture, shellfish fisheries and changes in local environment by coastal construction. Finally, 19 new maërl areas are proposed for conservation including a methodological baseline for their monitoring study. Moreover, several management strategies and recommendations are provided in the Galician and European context. A total of 12 articles have been published (four articles in national journals and eight in international journals), and one manuscript was recently submitted to another international journal.

Distribution of the Galician maërl beds and maërl shape classes.

A total of 111 maërl beds were located in five Galician rías: 3 in the Ría de Ferrol, 13 in the Ría de Muros-Noia, 43 in the Ría de Arousa, 29 in the Ría de Pontevedra and Aldán and 23 in the Ría de Vigo. The presence of maërl within the Ría de Aldán was considered a new record for this ría. The extent of the Galician maërl beds is 21.78 km². The 65% of the total Galician maërl was recorded in the Ría de Arousa, including a singular maërl beach composed of deposits of dead maërl. The maërl beds ranged from low intertidal to 41 m depth; the widest depth range was recorded in the Ría de Arousa.

The Galician maërl beds consisted of pure deposits of non-geniculate coralline algae or mixed with gravel, sand, pebbles and, occasionally, with fine sediment. They are placed within the rías associated to bays, capes, islets and channels among small archipelagos. Maërl beds did not occur in the central channel of the rías, except in the Ría de Ferrol. The most exposed beds were found along the eastern side of the archipelagos of Sálvora (Ría de Arousa), Ons (Ría de Pontevedra) and Cíes (Ría de Vigo). Ripples and megaripples were observed in several maërl beds, in which living maërl occurred in the furrows and dead maërl on the crests. The alive/dead maërl ratios 26-50% and 76-100% were the most extended (8.97 km² and 8.66 km², respectively). The highest alive/dead maërl ratio class (76-100% living maërl) was abundant in the Ría de Arousa, in which was also detected the thickest layer of living maërl (up to 20 cm). The location of the Galician maërl beds within the rías is similar to those reported from northern European Atlantic regions. Despite the fact that the extent of the Galician maërl beds is narrower than northern beds, they are distributed along a wider depth range.

The Galician maërl is fruticose, the mean thallus size ranged from 1.47 to 2.95 cm, except specimens of *Mesophyllum sphaericum* which are up to 10 cm in diameter. Three shape classes were determined: spheroidal, ellipsoidal and discoidal. The variation in the abundance of each maërl shape class was correlated with the depth gradient. The spheroidal maërl was abundant in shallower maërl beds, the discoidal maërl increased along the depth whereas the ellipsoidal shape was variable. On the other hand, the branch density of the Galician maërl did not show any correlation with depth.

Floristic study of the Galician maërl and gravel bottoms.

The Galician maërl is entirely composed of non-geniculate coralline algae, except in the Salvora Archipelago (Ría de Arousa) where rhodoliths of *Lithophyllum incrustans* were found. The Galician beds are mainly composed of *Phymatolithon calcareum* and *Lithothamnion corallioides*. The examination of both maërl-forming species by light microscopy and scanning electron microscopy confirmed that *P. calcareum* and *L. corallioides* occurred frequently together in the Galician maërl beds. According to the literature, the branch diameter of the maërl was a macroscopic feature enough consistent to be applied in a morphological separation of both species in Galicia. Branches of *L. corallioides* were usually thinner than 1.8 mm, whereas in *P. calcareum* they were broader than 1.5 mm in diameter.

A new maërl-forming species, *Mesophyllum sphaericum*, is described from a unique shallow maërl bed off Benencia Island (Ría de Arousa) which is mainly composed of *Phymatolithon*

calcareum. Except for the occurrence of *M. sphaericum*, the Galician maërl beds show similarities in terms of the maërl-forming species composition with northern beds in the British Isles and Brittany.

A total of 227 species (233 infraspecific taxa) were found associated to the Galician maërl beds and gravel bottoms: 10 Cyanophyta, 158 Rhodophyta, 34 Ochrophyta and 25 Chlorophyta. In addition, patches of the eelgrass *Zostera marina* were occasionally found in bordering areas with maërl beds in the Ría de Arousa. Maërl beds had 133 species in common with gravel bottoms, while 89 species were found only in maërl beds. Seven species were recorded only from gravel bottoms, although two of them have been previously reported from the Galician maërl beds.

Several new records are provided in the present thesis. A new species *Cladophora rhodolithicola* is described from maërl beds of Galicia, the British Isles and Brittany. *Atractophora hypnoides* (as *Rhododiscus pulcherrimus* stage), *Peyssonnelia immersa*, *Petroderma maculiforme*, *Phycocelis foecunda*, *Pseudolithoderma roscoffense* and *Scytosiphon lomentaria* (as *Microspongium gelatinosum* stage) were new records for the Iberian Peninsula. *Peyssonnelia armorica* was new record for the Atlantic Iberian Peninsula, whereas *Aglaothamnion feldmanniae*, *Peyssonnelia harveyana* and *Polysiphonia fibrata* were new records for the northwest of the Iberian Peninsula. Moreover, *Calosiphonia vermicularis* has not been recorded before on the Galician coast. In addition, the Rhodophyta *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *Antithamnion villosum*, *Bonnemaisonia hamifera* (as *Trailliella intricata* stage), *Ceramium tenuicorne*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Dudresnaya verticillata*, *Pterosiphonia ardreana*, *Spyridia griffithsiana*, the Ochrophyta *Carpomitra costata*, *Liebmannia leveillei* and *Sphacelaria rigida* and the Chlorophyta *Ulvella lens* were first and second provincial records.

Cruoria cruoriaeformis, *Halarachnion ligulatum* (as *Cruoria rosea* stage), *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Atractophora hypnoides* (as *Rhododiscus pulcherrimus* stage) and *Cladophora rhodolithicola* were almost confined to maërl beds, because of their scarcity and even absence in other Galician habitats. On the other hand, another 49 species were highlighted as common on maërl beds and gravel bottoms.

The Rhodophyta was the dominant group along the depth gradient. The high species richness observed in the Ría de Arousa was related with the wide extent and depth range obtained for maërl beds and gravel bottoms in this ría. Eight species with heteromorphic life-histories were recorded, although both stages (erect gametophyte and crustose sporophyte), were only observed in five species. Given the abundance of crustose species and infraspecific

taxa associated to the Galician maërl beds and gravel bottoms (22 species), an identification key for this group of algae is provided.

According to the present doctoral thesis and previous Galician studies, the epiflora of the Galician maërl beds and gravel bottoms is up to 259 species (267 infraspecific taxa): 11 Cyanophyta, 177 Rhodophyta, 39 Ochrophyta and 32 Chlorophyta. The increase in the associated flora recorded per ría was significant, particularly in the Ría de Ferrol where studies on maërl associated flora have not been carried out. Compared with other European regions, Galicia showed the highest diversity of associated maërl species. The Galician maërl beds have 147 species (151 infraspecific taxa) in common with the rest of the Atlantic regions, and 108 species (109 infraspecific taxa) with the Mediterranean beds. A total of 78 species were only reported in the Galician maërl beds.

Seasonality of the Galician maërl community.

The species richness of the Galician maërl associated flora increased in spring (104 species) and summer (115), whereas it decreased in autumn (107) and winter (95 species). A large amount of species reached their highest percentage cover during summer. The number of annual species (Ephemerophyceae and Hypnophyceae) increased in summer, while the perennial algae (Chamaephyceae and Phanerophyceae) and Hemiphanerophyceae algae were reported throughout the year. During summer, an increase in the number of species of filamentous, foliose and corticated foliose algae was also recorded. The seasonal variation in the total cover of the associated flora with a peak of cover observed in summer was favoured by species apparently restricted to summer months and by other species in which a strong increase in their cover was observed during this season (*Acrosorium ciliolatum*, *Asperococcus bullosus*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis laciniata*, *Chondria scintillans*, *Colpomenia peregrina*, *Cryptopleura ramosa*, *Cutleria multifida*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyopteris polypodioides*, *Dictyota dichotoma*, *Halymenia latifolia*, *Haraldiophyllum bonnemaisionii*, *Heterosiphonia japonica*, *Kallymenia reniformis*, *Liebmannia levellei*, *Polyneura bonnemaisionii*, *Plocamium cartilagineum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta* and *Ulva rigida*). On the other hand, other species were present throughout the year, particularly filamentous and crustose species as well as crustose stages such as *Aglaozonia parvula* stage, *Rhododiscus pulcherrimus* stage, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cladophora rhodolithicola*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Peyssonnelia armorica*, *P. atropurpurea*, *P. dubyi*, *P. harveyana*, *P.*

immersa, *Pterosiphonia ardreana*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum* and *Spermothamnion repens*.

A one year study of three shallow Galician maërl beds located in the rías de Arousa (Benencia Island, -3 m), Pontevedra (Tambo Island, -6 m) and Vigo (Con de Pego, -4 m) provided valuable information about the seasonality of the maërl epiflora and their relationship with temperature and photosynthetic photon flux density (PPFD). The highest species richness and total percent cover was detected in spring and summer, whereas the lowest values corresponded to autumn and winter. The summer peak cover was shared by the increase in the abundance of several life-forms and functional groups determined by the study site. Significant differences were detected, particularly between summer and autumn-winter, contributed by the foliose species *Ulva rigida* and *Dictyota dichotoma*. These results agreed with previous observations reported from other European Atlantic maërl beds such as Ireland and Brittany. But also they contrasted with the low seasonality observed in the Mediterranean maërl beds. Day length and temperature showed high correlation with the associated flora of Benencia Island and Tambo Island maërl beds; however, the low correlation detected with the associated flora of Con de Pego maërl bed indicated that further environmental parameters should be taken into account. In addition, significant differences in the species composition, life-form groups and functional groups were observed among the study sites. Based on these results, a monitoring plan of shallow Galician maërl beds should include several local study areas which must be monitored in, at least, two sampling seasons (preferably summer and late autumn-winter).

Conservation status of the Galician maërl beds.

The comparison of present results with previous data obtained more than 20 years ago showed long-term changes in the Galician maërl beds. A reduction in the maërl cover and extent was observed in maërl beds placed within or in the vicinity of aquaculture areas. A total of 34 maërl beds extended along 3.58 km² were found near aquaculture areas, most of them located in the Ría de Arousa. These maërl areas showed a large extent of two maërl cover classes (1-25% and 76-100%) and high alive/maërl ratio (76-100% living maërl). In addition, transects carried out by dredge and SCUBA diving in the rías de Muros-Noia, Arousa and Vigo confirmed the deleterious effect of fine sediment and detritus derived from mussel rafts. Within the impacted maërl areas, a decrease in the maërl cover and in the living maërl was observed. A reduction in the maërl size and an increase in the spheroidal maërl shape class was also recorded in the impacted sites. On the other hand, an important decrease in the species richness

of the associated flora was detected. The most characteristic species from Galician maërl beds were absent, except *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae* and *Pterosiphonia parasitica* which were able to persist in the most impacted sites.

Fourteen non-native species associated to the Galician maërl beds and gravel bottoms were detected, although two of them were restricted to gravel bottoms. *Chrysomenia wrightii* and *Dasya sessilis* were reported for the first time on the Atlantic European coasts, although *D. sessilis* was already established on the Galician coast several years ago. In addition, the early records of sexual structures of *Heterosiphonia japonica* in the European populations were reported. The high occurrence of non-native species was related with the spreading of aquaculture areas along the Rías Baixas. The Ría de Arousa is proposed as an important hotspot of introduced species given the occurrence of such number of non-native species.

The overlapping of the distribution area of the Galician maërl beds with potential areas assigned to bivalve extraction indicated that maërl beds may be vulnerable to bottom fisheries. Maërl beds located in the Ría de Arousa would be the most affected by scallops dredging and traditional extraction by raking, the latter widespread in the Galician rías. Further studies about the impact of shellfish fisheries on the Galician maërl beds are required in order to assess properly their potential disturbance and consequences.

Only three Galician protected areas harbour maërl beds: The Islas Atlánticas National Park (composed of the archipelagos of Sálvora, Ons and Cíes) and two Red Natura 2000 sites ("Costa Ártabra" in the Ría de Ferrol and "Complejo Ons-O Grove" in the Rías de Arousa and Pontevedra). Twenty-three maërl beds with a total extension of 6 km² were recorded. The highest alive/dead maërl ratio class (76-100% living maërl) was mainly distributed in the Sálvora Archipelago and Complejo Ons-O Grove. Taking the total extent of the Galician maërl beds (21.78 km²) into account, only the 28% of the Galician maërl is susceptible to be included in current management actions.

Twenty-five maërl areas were highlighted according to their significance (extent, depth range, substrate, maërl cover, alive/dead maërl ratio, maximum thickness of living maërl layer, maërl-forming species and maërl size) and the main potential threats detected (non-native species, aquaculture, shellfish fisheries and changes in the local environment). Six maërl areas are located within protected marine sites, the rest of them (19) are recommended to be included in future conservation action plans of the Galician maërl beds. In addition, a methodological baseline for the monitoring of the Galician maërl beds is proposed for the 25 selected maërl areas. However, the establishment of a suitable monitoring of Galician maërl beds must be implemented for the study of the associated fauna, especially the infauna.

Finally, management strategies are indicated for the conservation of the Galician maërl beds and the maërl-forming species. Some recommendations corroborate previous actions demanded by other European researchers:

- *Maërl-forming species and associated flora:*
 - I) Inclusion of the maërl species *Mesophyllum sphaericum* in the Galician Catalogue of Threatened Species under the category “by risk of extinction”, given that this species is hitherto known from a unique Galician maërl bed.
 - II) Upgrading of the protection status of both maërl species *Lithothamnion corallioides* and *Phymatolithon calcareum* in the Galician Catalogue of Threatened Species, from the category “vulnerable” to “sensitive to habitat disturbance”.
 - III) Inclusion of the maërl associated species *Cruoria cruoriaeformis* and *Cladophora rhodolithicola* in the Galician Catalogue of Threatened Species under the category “sensitive to habitat disturbance”, given that their presence is almost confined to maërl beds.
- *Maërl beds as habitat of ecological significance:*
 - I) Maërl beds should not be subject of any commercial extraction because they are regarded non-renewable resources.
 - II) Further studies should be addressed in order to assess properly the consequences derived from human activities such as shellfish fisheries (towed fishing gears and traditional exploitation), introduction of non-native species and change in local environment by coastal construction.
 - III) Development of a conservation plan and monitoring of the Galician maërl beds is necessary in order to highlight relevant maërl areas such as the maërl bed off Benencia Island (Ría de Arousa) which harbours the unique population of the maërl species *Mesophyllum sphaericum*.
 - IV) Enlargement of several Natura 2000 sites and designation of new areas along the Galician rías, based on the presence of maërl beds.
 - V) Zonification of the marine protected area of the Islas Atlánticas National Park in order to restrict mooring and shellfish exploitation on maërl beds.
 - VI) Improvement of the public awareness of the maërl beds and their ecological importance within the Galician rías.

RESUMEN Y CONCLUSIONES.

La presente tesis doctoral contempla el estudio ficológico de los fondos de maërl y cascajo de Galicia (Península Ibérica). Atendiendo a los objetivos propuestos, ésta se ha dividido en cuatro capítulos principales: (1) Distribución de los fondos de maërl y morfotipos de maërl, (2) Estudio florístico de los fondos de maërl y cascajo, (3) Estacionalidad de la comunidad de maërl y (4) Estado de conservación de los fondos de maërl. Cada capítulo incluye una introducción, objetivos, metodología y resultados y discusión, así como artículos publicados en diferentes revistas.

Un total de 1117 puntos georreferenciados fueron muestreados mediante draga y buceo autónomo desde el intermareal inferior hasta 47 m de profundidad, en ocho rías gallegas (Viveiro, O Barqueiro, Ferrol, Camariñas, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo), de noviembre de 2003 a junio de 2009. Se han recolectado 1602 muestras para identificar la flora asociada de fondos de maërl y cascajo, así como las especies formadoras de maërl. Los morfotipos de maërl gallego fueron estudiados a partir de 130 muestras recolectadas en diferentes rías e intervalo de profundidad. Basándose en la bibliografía, se han estudiado los cambios a largo plazo de los fondos de maërl gallegos. Se ha evaluado el estado de conservación de los fondos de maërl de Galicia de acuerdo con los principales impactos: introducción de especies alóctonas, acuicultura, actividades de marisqueo y cambios en la dinámica litoral por la construcción de obras civiles. Finalmente, se proponen 19 nuevas áreas de maërl para su conservación, incluyendo unas bases metodológicas para su seguimiento. Además, se recomienda una serie de medidas de acción para la conservación del maërl en el contexto gallego y europeo. Como resultado se han publicado 12 artículos (cuatro en revistas nacionales y ocho en revistas internacionales), y un manuscrito ha sido recién enviado a otra revista internacional.

Distribución de los fondos de maërl de Galicia y morfotipos de maërl.

Se han localizado 111 bancos de maërl en 5 rías gallegas: 3 en la Ría de Ferrol, 13 en la Ría de Muros-Noia, 43 en la Ría de Arousa, 29 en la Ría de Pontevedra y Aldán y 23 en la Ría de Vigo. La presencia de fondos de maërl en la Ría de Aldán constituye novedad para esta ría. Los fondos de maërl de Galicia ocupan un área total de 21.78 km². El 65% del maërl gallego fue registrado en la Ría de Arousa, incluyendo además una playa de maërl formada por depósitos

de maërl muerto. Los fondos de maërl se encontraron desde el intermareal inferior hasta 41 m; en la Ría de Arousa se registró el intervalo más amplio de profundidad.

Los fondos de maërl de Galicia están compuestos por depósitos puros de coralináceas o mixtos con cascajo, guijarros, arena y ocasionalmente, con sedimento fino. El maërl ocupa áreas del entorno de las rías frecuentemente asociados a ensenadas, cabos, islotes y canales situados entre pequeños archipiélagos. No se ha detectado maërl en el canal central de las rías, salvo en la Ría de Ferrol. Los fondos de maërl más expuestos aparecieron situados en la cara este de los archipiélagos de Sálvora (Ría de Arousa), Ons (Ría de Pontevedra) y Cíes (Ría de Vigo). En algunos fondos de maërl, se observaron ripples y megaripples, en los cuales las bandas de maërl vivo se disponen en la parte cóncava del ripple y las de maërl muerto en la parte convexa. Las ratios de maërl vivo/muerto 26-50% y 76-100% fueron las más extendidas (8.97 km² y 8.66 km², respectivamente). La clase de ratio de maërl vivo/muerto más elevada (76-100% maërl vivo) fue abundante en la Ría de Arousa, donde además se registró el mayor espesor de capa viva de maërl (hasta 20 cm). La localización de los fondos de maërl gallegos en el entorno de las rías es similar a la de regiones septentrionales del Atlántico europeo. A pesar de que la extensión de los fondos de maërl en Galicia es mucho más reducida que la de otras regiones septentrionales, éstos se encuentran en un intervalo de profundidad más amplio.

El maërl gallego es fruticoso, con un tamaño medio comprendido entre 1.47 y 2.95 cm, excepto para los especímenes de *Mesophyllum sphaericum* que alcanzan los 10 cm de diámetro. El maërl gallego está representado por tres morfotipos: esferoidal, elipsoidal y discoidal. La variación en abundancia de cada morfotipo de maërl fue relacionada con el gradiente de profundidad. Mientras que el maërl esferoidal fue abundante en fondos de maërl someros, el maërl discoidal incrementó su abundancia conforme aumentaba la profundidad de los bancos; en cambio, la frecuencia del maërl elipsoidal fue variable. Por otra parte, no se encontró ninguna relación entre la densidad de ramificación del maërl gallego y la profundidad.

Estudio florístico de los fondos de maërl y cascajo de Galicia.

El maërl gallego está constituido exclusivamente por algas coralináceas no geniculadas, a excepción de los rodolitos de *Lithophyllum incrustans* encontrados en el archipiélago de Sálvora (Ría de Arousa). Los fondos de maërl de Galicia están compuestos fundamentalmente por *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*. El estudio de las especies de maërl bajo microscopio óptico y microscopio electrónico de barrido confirmó que *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* suelen aparecer juntas en los fondos de maërl gallegos. De acuerdo

con la bibliografía, el diámetro de las ramas ha resultado ser un carácter macroscópico consistente para una rápida separación morfológica de ambas especies en Galicia. Mientras las ramas de *L. corallioides* no sobrepasan 1.8 mm de diámetro, las de *P. calcareum* suelen superar 1.5 mm de diámetro.

Una nueva especie formadora de maërl, *Mesophyllum sphaericum*, es descrita a partir de un único banco de maërl somero en Isla Benencia (Ría de Arousa), el cual está compuesto mayoritariamente por *Phymatolithon calcareum*. Salvo por la presencia de *M. sphaericum*, los fondos de maërl gallegos muestran similitudes con los fondos de maërl de las Islas Británicas y la Bretaña francesa a nivel de composición de especies formadoras de maërl.

Un total de 227 especies (233 táxones infraespecíficos) aparecieron asociadas a los fondos de maërl y cascajo de Galicia: 10 Cyanophyta, 158 Rhodophyta, 34 Ochrophyta and 25 Chlorophyta. Además, se encontraron pequeñas praderas de la fanerógama *Zostera marina* en zonas de transición con fondos de maërl en la Ría de Arousa. Un total de 133 especies fueron comunes a fondos de maërl y cascajo, mientras que 89 especies se encontraron exclusivamente en fondos de maërl. Por otra parte, siete especies se registraron únicamente en fondos de cascajo, aunque dos de ellas fueron previamente citadas en fondos de maërl gallegos.

En la presente tesis aportan varias citas de interés corológico. Se describe la nueva especie *Cladophora rhodolithicola* a partir de bancos de maërl de Galicia, Islas Británicas y Bretaña francesa. Los registros de *Atractophora hypnoides* (en su fase *Rhododiscus pulcherrimus stadium*), *Peyssonnelia immersa*, *Petroderma maculiforme*, *Phycocelis foecunda*, *Pseudolithoderma roscoffense* y *Scytosiphon lomentaria* (en su fase *Microspongium gelatinosum stadium*) constituyeron primeras citas para la Península Ibérica. *Peyssonnelia armorica* fue citada por primera vez en la costa atlántica peninsular y *Aglaothamnion feldmanniae*, *Peyssonnelia harveyana* and *Poysiphonia fibrata* fueron nueva cita para el noroeste de la Península Ibérica. Por otra parte, *Calosiphonia vermicularis* no aparece citada anteriormente para las costas gallegas. Asimismo, los rodófitos *Aglaothamnion pseudobyssoides*, *Antithamnion villosum*, *Bonnemaisionia hamifera* (*Trilliella intricata stadium*), *Ceramium tenuicorne*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Dudresnaya verticillata*, *Pterosiphonia ardreana*, *Spyridia griffithsiana*, los féofitos *Carpomitra costata*, *Liebmannia leveillei* y *Sphacelaria rigidula* y el clorófito *Ulvella lens* conformaron primeras y segundas citas provinciales.

Cruoria cruoriaeformis, *Halarachnion ligulatum* (en su fase *Cruoria rosea stadium*), *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Atractophora hypnoides* (en su fase *Rhododiscus pulcherrimus stadium*) y *Cladophora rhodolithicola* aparecieron prácticamente confinadas a los fondos de

maërl debido a su escasez e incluso ausencia en otros tipos de hábitat gallegos. Por otro lado, otras 49 especies han sido destacadas como muy comunes en fondos de maërl y cascajo.

Rhodophyta fue el grupo dominante a lo largo del gradiente de profundidad. La elevada riqueza específica registrada en la Ría de Arousa fue relacionada con la gran extensión y amplio intervalo de profundidad que alcanzan los fondos de maërl y cascajo en esta ría. Se observaron ocho especies con ciclo de vida heteromórfico, aunque sólo cinco presentaron ambas fases (gametofítica erguida y esporofítica incrustante). Dada la abundancia de especies y fases heteromórficas costrosas asociadas a fondos de maërl y cascajo (22 especies) y su escaso conocimiento en Galicia, se ha elaborado una clave de identificación para este grupo de algas.

A partir de la flora asociada obtenida en la presente tesis doctoral y la registrada en la bibliografía, la epiflora de fondos de maërl y cascajo alcanza las 259 especies (267 táxones infraespecíficos): 11 Cyanophyta, 177 Rhodophyta, 39 Ochrophyta y 32 Chlorophyta. El incremento de flora asociada registrada por ría ha sido significativo, especialmente en la Ría de Ferrol donde no existía ningún antecedente florístico. En comparación con otras regiones europeas, Galicia está considerada como la región de mayor diversidad florística. Los fondos de maërl gallegos presentaron 147 especies (151 táxones infraespecíficos) en común con el resto de las regiones atlánticas, y 108 especies (109 táxones infraespecíficos) en común con la región mediterránea. Sin embargo, 78 especies aparecen citadas únicamente en los fondos de maërl de Galicia.

Estacionalidad de la comunidad de maërl en Galicia.

La riqueza específica de flora asociada de los fondos de maërl gallegos aumentó en primavera (104 especies) y verano (115), mientras que descendió en otoño (107) e invierno (95 especies). Además, en verano se registró un número considerable de especies que alcanzaron su mayor porcentaje de cobertura durante esta época. El número de especies anuales (efemerofíceas e hipnofíceas) se incrementó en verano, mientras que las especies perennes (camefíceas y fanerofíceas) y las especies hemifanerofíceas se mantuvieron constantes durante todo el año. Durante el verano, también aumentó el número de especies de los grupos funcionales filamentosos, foliosos y corticados foliosos. La variación estacional de la cobertura total de la flora asociada con un pico de cobertura observado en verano estuvo favorecida por determinadas especies aparentemente restringidas a la época estival, y por otras especies en las que se observó un fuerte incremento de su cobertura durante esta época (*Acrosorium ciliolatum*, *Asperococcus bullosus*, *Brongniartella byssoides*, *Calliblepharis ciliata*, *C. jubata*, *Callophyllis*

laciniata, *Chondria scintillans*, *Colpomenia peregrina*, *Cryptopleura ramosa*, *Cutleria multifida*, *Desmarestia dudresnayi*, *Dictyopteris polypodioides*, *Dictyota dichotoma*, *Halymenia latifolia*, *Haraldiophyllum bonnemaisonii*, *Heterosiphonia japonica*, *Kallymenia reniformis*, *Liebmannia levellei*, *Polyneura bonnemaisonii*, *Plocamium cartilagineum*, *Spyridia griffithsiana*, *Stenogramme interrupta* y *Ulva rigida*). En cambio, otras especies fueron recolectadas a lo largo de todo el año, en particular especies filamentosas y especies y fases de especies heteromórficas costrosas tales como *Aglaozonia parvula stadium*, *Rhododiscus pulcherrimus stadium*, *Cruoria cruoriaeformis*, *Cladophora rhodolithicola*, *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae*, *Peyssonnelia armorica*, *P. atropurpurea*, *P. dubyi*, *P. harveyana*, *P. immersa*, *Pterosiphonia ardreana*, *Pterothamnion plumula*, *Ptilothamnion sphaericum* y *Spermothamnion repens*.

El estudio de seguimiento de tres bancos de maërl someros de las rías de Arousa (Isla Benencia, -3 m), Pontevedra (Isla Tambo, -6 m) y Vigo (Con de Pego, -4 m) durante un año, ha generado información importante acerca de la estacionalidad de la epiflora de maërl y su relación con la temperatura y densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD). En primavera y verano se han detectado la riqueza específica y porcentaje de cobertura total más elevadas, mientras que en otoño e invierno se observaron los valores más bajos. El pico de cobertura estival se derivó por el incremento de la abundancia de algunos grupos funcionales y formas de vida, determinados según el área de estudio. Se detectaron diferencias significativas, particularmente entre verano y otoño-invierno, debido a las especies foliosas *Ulva rigida* y *Dictyota dichotoma*. Estos resultados corroboraron observaciones previas realizadas en otras regiones atlánticas europeas, tales como Irlanda y la Bretaña francesa. Pero también, por otra parte, discreparon con la baja estacionalidad observada en los fondos de maërl mediterráneos. La longitud del día y la temperatura mostraron una alta correlación con la flora asociada recolectada en los bancos de maërl de Isla Benencia e Isla Tambo; sin embargo, otros factores ambientales deben estar involucrados dada la escasa correlación obtenida con la flora asociada del banco de maërl de Con de Pego. Por otro lado, entre las tres áreas de estudio se detectaron diferencias significativas a varios niveles (composición de especies, grupos de formas de vida y grupos funcionales). Basándose en estos resultados, se propone que un plan de seguimiento de bancos de maërl someros de Galicia debería incluir varias áreas de estudio con el fin de ser muestreadas, al menos, en dos estaciones (preferentemente verano y finales de otoño-invierno).

Estado de conservación de los fondos de maërl de Galicia.

La comparación de los datos actuales con otros previos obtenidos hace más de 20 años, mostró cambios a largo plazo en los fondos de maërl gallegos. Estos resultados indicaron una

reducción tanto en cobertura de maërl como en extensión de los bancos de maërl localizados en las proximidades o dentro de polígonos de acuicultura. Se ha detectado un total de 34 bancos de maërl con una extensión de 3.58 km² en las cercanías de polígonos de acuicultura, la mayoría de ellos en la Ría de Arousa. Dentro de estas áreas se encontró una extensión considerable de las clases de cobertura de maërl (1-25% y 76-100%) y de la clase de ratio de maërl vivo/muerto más elevada (76-100% maërl vivo). Además, transectos realizados mediante draga y buceo autónomo en las rías de Muros-Noia, Arousa y Vigo mostraron el efecto negativo de la biodeposición y carga de sedimento fino procedente de las bateas de mejillón. Dentro de las áreas de maërl impactadas se observó un descenso de cobertura de maërl y de la ratio de maërl vivo. También se detectó una reducción del tamaño del maërl y un incremento del morfotipo esferoidal en los puntos impactados. La flora asociada sufrió una importante reducción, de forma que la mayoría de las especies características de los fondos de maërl gallegos están ausentes, excepto *Gelidiella calcicola*, *Gelidium maggsiae* y *Pterosiphonia parasitica* que fueron capaces de persistir en los puntos más impactados.

Se han detectado un total de 14 especies introducidas asociadas a fondos de maërl y cascajo de Galicia, aunque dos de ellas aparecieron únicamente en fondos de cascajo. *Chrysomenia wrightii* y *Dasya sessilis* fueron halladas por primera vez para la costa atlántica europea, aunque *D. sessilis* ya se había establecido en la costa gallega varios años antes. Además, se han observado algunas de las primeras poblaciones europeas de *Heterosiphonia japonica* con estructuras sexuales. La elevada presencia de especies introducidas fue coincidente con el gran desarrollo de la acuicultura en el área de las Rías Baixas. Dado el elevado número de especies introducidas detectadas en la Ría de Arousa, se ha propuesto esta ría como un importante *hotspot* de especies no nativas.

Tras comparar la distribución de los fondos de maërl de Galicia con las áreas potenciales de explotación de moluscos bivalvos, se ha detectado que las actividades de marisqueo podrían afectar a varios bancos de maërl. La Ría de Arousa presentaría el mayor número de bancos de maërl afectados por marisqueo mediante artes de arrastre remolcado y también por marisqueo tradicional con artes de tracción manual (marisqueo a flote), este último más extendido en las rías gallegas. Para la correcta evaluación del efecto y alteración potencial de estas artes de marisqueo es necesaria la realización de estudios más específicos.

El maërl está presente únicamente dentro del territorio marítimo de tres espacios protegidos: el Parque Nacional Islas Atlánticas (formado por los archipiélagos de Sálvora, Ons y Cíes) y dos LICs (Lugares de Importancia Comunitaria de la Red Natura 2000 “Costa Ártabra” en la Ría de Ferrol y “Complexo Ons-O Grove” en las rías de Arousa y Pontevedra). En ellos se ha

detectado 23 bancos de maërl con una extensión total de 6 km². La clase de ratio de maërl vivo/muerto más elevada (76-100% maërl vivo) se ha localizado fundamentalmente en el archipiélago de Sálvora y Complejo Ons-O Grove. Si se tiene en cuenta la extensión total de los fondos de maërl gallegos (21.78 km²), únicamente el 28% de maërl de Galicia es susceptible de ser incluido en planes de conservación actuales.

Se han seleccionado 25 zonas de maërl de acuerdo con su relevancia (extensión, intervalo de profundidad, sustrato, cobertura de maërl, ratio de maërl vivo/muerto, espesor máximo de la capa viva de maërl, especies formadoras de maërl y del tamaño de maërl) y las principales amenazas potenciales detectadas (especies alóctonas, acuicultura, marisqueo y alteración de la dinámica litoral). Seis zonas seleccionadas están situadas dentro de territorio marino protegido; las 19 restantes se han propuesto para su inclusión en futuros planes de conservación de los fondos de maërl de Galicia. Se ha elaborado una base metodológica para futuros estudios de seguimiento de fondos de maërl de Galicia para las 25 zonas seleccionadas. Sin embargo, esta base metodológica debe ser implementada con metodología específica para el estudio de la fauna asociada, particularmente de la infauna.

Por último, se ha propuesto una serie de medidas y recomendaciones para la conservación de los fondos de maërl de Galicia y sus especies formadoras. Algunas de estas recomendaciones corroboran previas acciones demandadas por otros investigadores europeos:

- *Especies formadoras de maërl y flora asociada:*
 - I) Inclusión de la especie de maërl *Mesophyllum sphaericum* en el *Catálogo de Especies Ameazadas de Galicia* bajo la categoría "en riesgo de extinción", ya que se cuenta hasta el momento con una única población mundial representada por un banco de maërl en Galicia.
 - II) Aumento del estado de protección de las especies *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* en el *Catálogo de Especies Ameazadas de Galicia*, de la categoría "vulnerables" a "sensibles a la alteración del hábitat".
 - III) Inclusión de las especies *Cruoria cruoriaeformis* y *Cladophora rhodolithicola* en el *Catálogo de Especies Ameazadas de Galicia*, bajo la categoría "sensibles a la alteración del hábitat" dada su presencia prácticamente confinada a los fondos de maërl.

- *Fondos de maërl como habitat de relevancia ecológica:*
 - I) Prohibición de explotación de los fondos de maërl puesto que se trata de un recurso no renovable.
 - II) Fomento de estudios específicos acerca del impacto sobre los fondos de maërl derivado de otras actividades humanas tales como el marisqueo (tracción mecánica y tradicional a flote), introducción de especies alóctonas y cambios en la dinámica litoral por construcción de obras civiles.
 - III) Desarrollo de un plan de conservación y seguimiento de los fondos de maërl de Galicia con el objeto de destacar zonas de maërl de relevancia, tales como el banco de maërl de Isla Benencia (Ría de Arousa) que cuenta con la única población de la especie de maërl *Mesophyllum sphaericum*.
 - IV) Ampliación del territorio marítimo de áreas LIC-Natura 2000 y creación de nuevos espacios naturales basándose en la presencia de fondos de maërl.
 - V) Zonificación del territorio marítimo del Parque Nacional Islas Atlánticas con regulación del fondeo de embarcaciones y de actividades de marisqueo sobre los fondos de maërl.
 - VI) Aunar esfuerzos en pro de una mayor divulgación y concienciación social acerca de los fondos de maërl y su importancia ecológica en las rías gallegas.

LISTADO CRONOLÓGICO DE PUBLICACIONES.

1. Peña, V. & Bárbara, I. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). *Anales de Biología* 26: 21-27.
2. Peña, V. & Bárbara, I. 2006a. Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *Nova Acta Científica Compostelana* 15: 7-25.
3. Peña, V. & Bárbara, I. 2006b. Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 13-26.
4. Peña, V. & Bárbara, I. 2008a. Maërl community in the northwestern Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 339-366.
5. Peña, V. & Bárbara, I. 2008b. Biological importance of an Atlantic European maërl bed in the Benencia Island (NW Iberian Peninsula). *Botanica Marina* 51(6): 493-505.
6. Bárbara I., Lee S-Y., Peña, V., Diaz, P., Cremades, J. & Choi, H-G. 2008 *Chrysomenia wrightii* (Rhodymeniales, Rhodophyta) a new non-native species for the European Atlantic Coast. *Aquatic Invasions* 3(4): 379-387.
7. Sjøtun, K., Husa, V. & Peña, V. 2008. Present distribution and possible vectors of introductions of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe. *Aquatic Invasions* 3(4): 389-406.
8. Leliaert, F., Boedeker, C., Peña, V., Bunker, F., Verbruggen, H. & De Clerck, O. 2009. *Cladophora rhodolithicola* sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maerl beds. *European Journal of Phycology* 44(2): 155-169.
9. Bárbara, I., V. Peña & H. Stegenga. 2009b. Estructuras sexuales en poblaciones naturales europeas de la especie alóctona *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Boletín Informativo de la Sociedad Española de Ficología* 42. En prensa.
10. Peña, V. & Bárbara, I. 2009. Distribution of the Galician maërl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of areas in future conservation actions of the Galician maërl. *Cahiers de Biologie Marine* 50(4): 353-368.
11. Peña, V. & Bárbara, I. 2010a. New records of crustose seaweeds associated to subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain). *Botanica Marina* 53(1): 41-61.
12. Peña, V. & Bárbara, I. 2010b. Seasonal patterns in the maërl community of shallow European Atlantic beds and their use as a baseline for monitoring studies. *European Journal of Phycology*. En prensa.
13. Peña, V., Adey, W., Riosmena-Rodríguez, R., Afonso-Carrillo, J., Bárbara, I. & Choi, H-G. 2010b. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming species for the European Atlantic coasts and its taxonomic affinities with *M. canariense* and *M. erubescens*. *Enviado a Journal of Phycology*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- Abella, F.E., Sánchez-Mata, A., De la Huz, Ch. & Mora, J. 1998. Caracterización fisiogeoquímica de los fondos de maërl de la Ría de Vigo. *Libro de Resúmenes de X Simposio Ibérico de estudos de bentos marinho (Playa do Carvoeiro, Algarve, Portugal)*: 128.
- Adey, W.H. 1966. The Genera *Lithothamnium*, *Leptophytum* (nov.gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 28: 321-371.
- Adey, W.H. 1968. The distribution of crustose corallines on the Icelandic coast. *Scientia Islandica Anniversary Volume*: 16-25.
- Adey, W.H. 1970. A revision of the Foslíe Crustose Coralline Herbarium. *Det Kongelige Norske Videnskabernes Selskab, Skrifter* 1: 1-46.
- Adey, W.H. & McKibbin, D.L. 1970. Studies on the maërl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in the Ría de Vigo. *Botanica Marina* 13(2): 100-106.
- Adey, W.H. & Adey, P.J. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of epilithic crustose Corallinales of the British Isles. *British Phycological Journal* 8: 343-407.
- Adey, W.H. & Steneck, R.S. 2001. Thermogeography over time creates biogeographic regions: a temperature/space/time-integrated model and an abundance-weighted test for benthic marine algae. *Journal of Phycology* 37: 677-698.
- Adey, W.H., Chamberlain, Y.M. & Irvine, L.M. 2005. An SEM-based analysis of the morphology, anatomy, and reproduction of *Lithothamnium tophiforme* (Esper) Unger (Corallinales, Rhodophyta), with a comparative study of associated North Atlantic Arctic/Subarctic Melobesioideae. *Journal of Phycology* 41: 1010-1024.
- Afonso-Carrillo, J. & Gil-Rodríguez, M.C. 1982. Sobre la presencia de un fondo de "Maërl" en las Islas Canarias. *Collectanea Botanica* 13(2): 703-708.
- Afonso-Carrillo, J., Gil-Rodríguez, M.C. & Wildpret de la Torre, W. 1983. Estudios en las algas Corallinales (Rhodophyta) de las Islas Canarias. I. Aspectos metodológicos. *Vieraea* 13(1-2): 113-125.
- Afonso-Carrillo, J., Gil-Rodríguez, M.C., Haroun-Tabraue, R. & Wildpret de la Torre, W. 1984. Algunos aspectos de la aplicación de la microscopía electrónica de barrido al estudio de las algas Corallinales (Rhodophyta). *Cahiers de Biologie Marine* 25: 427-433.
- Afonso-Carrillo, J., Sansón, M., Reyes, J. & Rojas-González, B. 2002. Morfología y distribución de la rodófito alóctona *Neosiphonia harveyi*, y comentarios sobre otras algas marinas probablemente introducidas en las Islas Canarias. *Revista de la Academia Canaria de las Ciencias* 14(3/4): 83-98.
- Aguirre, J., Baceta, J.I. & Braga, J.C. 2007. Recovery of marine primary producers after the Cretaceous-Tertiary mass extinction: Paleocene calcareous red algae from the Iberian Peninsula. *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 393-411.
- Aguirre, J., Perfectti, F. & Braga, J.C. 2009. Unravelling the evolutionary history of coralline algae (Rhodophyta, Corallinales): phylogeny, molecular clocks and the fossil record. *Museologia scientifica e Naturalistica, volumen speciale 6th Regional Symposium of the International Fossil Algae Association*: 11.
- Alexandersson, T. 1974. Carbonate cementation in coralline algal nodules in the Skagerrak, North Sea: Biochemical precipitation in undersaturated waters. *Journal of Sedimentary Petrology* 44(1): 7-26.
- Alvárez, I., Ospina-Alvárez, N., Pazos, Y., DeCastro, M., Bernárdez, P., Campos, M.J., Gómez-Gesteira, J.L., Alvárez-Ossorio, M.T., Varela, M., Gómez-Gesteira, M. & Prego, R. 2009. A winter upwelling event in the Northern Galician rias: frequency and oceanographic implications. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 573-582.
- Araújo, R., Bárbara, I., Tibaldo, M., Berecibar, E., Díaz-Tapia, P., Pereira, R., Santos, R. & Sousa Pinto, I. 2009. Checklist of benthic marine algae and cyanobacteria of northern Portugal. *Botanica Marina* 52: 24-46.
- Ardre, F. 1970. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La Flore. *Portugaliae Acta Biologica, Série B*. 10: 137-555.
- Arnáiz, R. & De Co, A. 1990. *Artes de pesca da Ría de Arousa*. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura, Xunta de Galicia. 279 pp.
- Atabay, N. 1998. Facies characteristics and geographic distribution of rhodoliths and maerls (red algae) in southern shelf of the Sea of Marmara. *Bulletin of the Mineral and Research Exploration* 120: 55-61.
- Baamonde, S., Baspino, I., Barreiro, R. & Cremades, J. 2007. Is the cryptic alien seaweed *Ulva pertusa* (Ulvales, Chlorophyta) widely

- distributed along European Atlantic coasts? *Botanica Marina* 50: 267-274.
- Baceta, J.E., Pujalte, V. & Bernaola, G. 2005. Paleocene corallgal reefs of the western Pyrenean basin, northern Spain: new evidence supporting an earliest Paleogene recovery of reefal ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 224: 117-143.
- Ballesteros, E. 1988. Composición y estructura de los fondos de maërl de Tossa de Mar (Gerona, España). *Collectanea Botanica* 17(2): 161-182.
- Ballesteros, E. 1992. *Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució*. Institut d'Estudis catalans, Barcelona. 616 pp.
- Ballesteros, E. 1993a. Algunas observaciones sobre las comunidades de algas profundas en Lanzarote y Fuerteventura (Islas Canarias). *Vieraea* 22: 17-27.
- Ballesteros, E. 1993b. XXXIII. Algues bentòniques i fanerógames marines. *Monografia de la Societat d'Història Natural de les Balears* 2: 503-530.
- Ballesteros, E. 1994. The deep-water *Peissonnelia* beds from the Balearic Islands (Western Mediterranean). *Marine Ecology* 15(3/4): 233-253.
- Ballesteros, E. 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 44: 123-195.
- Ballesteros, E., Zabala, M., Uriz, A., García-Rubies, A. & Turón, X. 1993. XLIV. El bentos: les comunitats. *Monografia de la Societat d'Història Natural de les Balears* 2: 687-730.
- Bárbara, I. 1993. Las comunidades de algas bentónicas marinas, en la bahía de La Coruña y Ría del Burgo. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela. 411 pp.
- Bárbara, I., Cremades, J. & López-Rodríguez, M.C. 1992. *Tiffaniella capitatum* (Ceramiaceae, Rhodophyta) en las costas atlánticas de Europa. *Cryptogamie-Algologie* 13(4):291-299.
- Bárbara, I. & Cremades, J. 1996. Seaweeds of the Ría de A Coruña (NW Iberian Peninsula, Spain). *Botanica Marina* 39(4): 371-388.
- Bárbara, I., Cremades, J. & Veiga, A.J. 1996. An interesting community of *Desmarestia dresnayi* (Desmarestiales, Phaeophyta) in the lower sublittoral of the Arousa Island (NW Iberian Peninsula, Spain). Libro de Resúmenes 2nd Symposium "Fauna and Flora of the Atlantic Islands": 140.
- Bárbara, I.; Cremades, J. & Veiga, A.J. 1999. Estudio estacional de la comunidad sublitoral de maërl en el noroeste peninsular. Libro de resúmenes XIII Simposio de Botánica Criptogámica: 71.
- Bárbara, I., Vilas, M., Cremades, J. & López-Rodríguez, M.C. 2001. *Ptilothamnion sphaericum* (P. Crouan & H. Crouan) Maggs & Hommersand (Ceramiales, Rhodophyta) novedad para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59(1):145-146.
- Bárbara, I.; Cremades, J.; Veiga, A.J.; López, C.; Dosil, J.; Calvo, S. & Peña, V. 2002. Fragmenta Chorologica Occidentalia, Algae, 7814-7892. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 59(2): 292-297.
- Bárbara, I., Cremades, J., Veiga, A.J. & López Rodríguez, M.C. 2003. *Dasysiphonia* sp. (Ceramiaceae, Rhodophyta), nuevo rodófito alóctono para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60(2): 440-443.
- Bárbara, I., Cremades, J. & Veiga, A.J. 2004. Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the Ría de Arousa (Galicia, Spain). *Botanica Complutensis* 28: 27-37.
- Bárbara, I., Cremades, J., Calvo, S., López Rodríguez, M.C. & Dosil, J. 2005a. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62(1): 69-100.
- Bárbara, I., Díaz, P., Cremades, J., Tibaldo, M., Freire, O., Peña, V., Lagos, V., Calvo, S., Veiga, A.J., Peteiro, C., López Rodríguez, M.C. & Araújo, R. 2005b. Adiciones corológicas a la flora bentónica marina del norte de la Península Ibérica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 14: 83-88.
- Bárbara, I., Díaz, P., Araújo, R., Berceibar, E., Cremades, J., Freire, O., Baamonde, S., Novo, T., Calvo, S., López Rodríguez, M.C., Afonso-Carrillo, J., De Clerck, O., Santos, R., Sousa-Pinto, I., Tibaldo, M., Lagos, V., López, C., Secilla, A., Santolaria, A., Díez, I. & Veiga, A.J. 2006a. Adiciones corológicas y correcciones a la flora bentónica marina del norte de la Península Ibérica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 15: 77-88.
- Bárbara I., Lee S-Y., Peña, V., Díaz, P., Cremades, J. & Choi, H-G. 2008. *Chrysomenia wrightii* (Rhodymeniales, Rhodophyta) a new non-native species for the European Atlantic Coast. *Aquatic Invasions* 3(4): 367-375.
- Bárbara, I., Díaz, P., Peña, V., Freire, O., Baamonde, S., Cremades, J., Lagos, V. & C. Lema. 2009a. [2008]. Adiciones corológicas a la flora bentónica marina de Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 17: 169-175.

- Bárbara, I., Peña, V. & Stegenga, H. 2009b. Estructuras sexuales en poblaciones naturales europeas de la especie alóctona *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta). *Algas, Boletín Informativo de Sociedad Española de Ficología* 42. En prensa.
- Bassi, D., Nebelsick, J.H., Checconi, A., Hoenegger, J. & Iryu, Y. 2009. Present-day and fossil rhodolith pavements compared: their potential for analysing shallow-water carbonate deposits. *Sedimentary Geology* 214: 74-84.
- Basso, D. 1994. Study of living calcareous algae by a palaeontological approach: the non-geniculate Corallinales (Rhodophyta) of the soft bottoms of the Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). The genera *Phymatolithon* Foslie and *Mesophyllum* Lemoine. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 100(4): 575-596.
- Basso, D. 1995. Living calcareous algae by a Paleontological approach: the genus *Lithothamnion* Heydrich nom. cons. from the soft bottoms of the Tyrrhenian Sea (Mediterranean). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 101(3): 349-366.
- Basso, D. 1996. Adaptive strategies and convergent morphologies in some mediterranean coralline algae. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 3: 1-8.
- Basso, D. 1998. Deep rhodolith distribution in the Pontian Islands, Italy: a model for the paleoecology of a temperate sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 137: 173-187.
- Basso, D. 2009. Carbonate production by calcareous algae and the global change. *Museologia scientifica e Naturalistica, volumen speciale 6th Regional Symposium of the International Fossil Algae Association*: 3.
- Basso, D. & Tomaselli, V. 1994a. Palaeoecological potentiality of rhodoliths: a Mediterranean case history. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 2: 17-27.
- Basso, D., Fravega, P. & Vannucci, G. 1996. Fossil and living corallinales related to the Mediterranean endemic species *Lithophyllum racemosum* (Lamarck) Foslie. *Facies* 35: 275-292.
- Basso, D., Fravega, P., Piazza, M. & Vannucci, G. 1998. Biostratigraphic, paleobiogeographic and palaeoecological implications in the taxonomic review of Corallinales. *Rendiconti Lincei: Scienze Fisiche e Naturali* 9(9): 201-211.
- Basso, D., Rodondi, G. & Mari, M. 2004. A comparative study between *Lithothamnion minervae* and the type material of *Millepora fasciculata* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia* 43(2): 215-223.
- Basso, D., Morbioli, C. & Corselli, C. 2006. Rhodolith facies evolution and burial as a response to Holocene transgression at the Pontian Islands shelf break. En: *Cold-water carbonates: depositional systems and palaeoenvironmental controls*. H. M. Pedley & G. Carannante (Eds.). The Geological Society of London, Special publications. London. pp: 23-34.
- Basso, D. & Rodondi, G. 2006. A Mediterranean population of *Spongites fruticosus* (Rhodophyta, Corallinales), the type species of *Spongites*, and the taxonomic status of *S. stalactita* and *S. racemosa*. *Phycologia* 45(4): 403-416.
- Basso, D., Nalin, R. & Campbell, N. 2009. Shallow-water *Sporolithon* rhodoliths from North Island (New Zealand). *Palaaios* 24: 92-103.
- Braga, J.C. & Bassi, D. 2007. Neogene history of *Sporolithon* Heydrich (Corallinales, Rhodophyta) in the Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 189-203.
- Ben Maïz, N., Boudouresque, C.F., Riouall, R. & Lauret, M. 1987. Flore algale de l'Etang de Thau (France, Méditerranée): sur la présence d'une Rhodymeniale d'origine japonaise, *Chrysomenia wrightii* (Rhodophyta). *Botanica Marina* 30(5): 357-364.
- Berecibar, E., Wynne, M.J., Bárbara, I. & Santos, R. 2009. Records of Rhodophyta new to the flora of the Iberian Atlantic coast. *Botanica Marina* 52: 217-228.
- BIOMAERL Team. 1999. *Final report, BIOMAERL project*. University Marine Biological Station. Isle of Cumbrae. 973 pp.
- BIOMAERL Team. 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 65-576.
- Birkett, D.A., Maggs, C. & Dring, M.J. 1998. *Maerl. An overview of dynamics and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs*. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project). 117 pp.
- Blake, C. & Maggs, C.A. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maerl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia* 42(6): 606-612.
- Bloomster, J., Maggs, C.A. & Stahope, M.J. 1998. Molecular and morphological analysis of

- Enteromorpha intestinalis* and *E. compressa* (Chlorophyta) in the British Isles. *Journal of Phycology* 34: 319-340.
- Blunden, G., Farnham, W.F., Jephson, N., Fenn, R.H. & Plunkett, B.A. 1977. The composition of maerl from the Glenan Islands of Southern Brittany. *Botanica Marina* 20(2): 121-125.
- Blunden, G., Farnham, W.F., Jephson, N., Barwell, C.J., Fenn, R.H. & Plunkett, B.A. 1981. The composition of maerl beds of economic interest in Northern Brittany, Cornwall and Ireland. *Xth International Seaweed Symposium* 10: 651-656.
- Blunden, G., Campbell, S.A., Smith, J.R., Guiry, M.D., Hession, C.C. & Griffin, R.L. 1997. Chemical and physical characterization of calcified red algal deposits known as maerl. *Journal of Applied Phycology* 9(1): 11-17.
- Boillot, G. 1964. Géologie de la Manche occidentale. *Annales de l'Institut Océanographique* 42.
- Bordehore, C., Ramos-Esplá, A.A. & Riosmena-Rodríguez, R. 2003. Comparative study of two maerl beds with different otter trawling history, southeast Iberian Peninsula. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 43-54.
- Bosellini, A. & Ginsburg, R.N. 1971. Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. *Journal of Geology* 79: 669-682.
- Bosence, D.W. 1976. Ecological studies on two unattached coralline algae from western Ireland. *Palaeontology* 19(2): 365-395.
- Bosence, D.W. 1980. Sedimentary facies, production rates and facies models for recent coralline algal gravels, Co. Galway, Ireland. *Geological Journal* 15(2): 91-111.
- Bosence, W.J. 1983a. The occurrence and ecology of recent rhodoliths. A review. En: *Coated grains*. T. M. Peryt (Ed.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 225-242.
- Bosence, W.J. 1983b. Description and Classification of Rhodoliths (Rhodoids, Rhodolites). En: *Coated grains*. T. M. Peryt (Ed.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 217-224.
- Bosence, D.W. & Pedley, H.M. 1982. Sedimentology and Palaeoecology of a Miocene coralline algal biostrome from the Maltese Islands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 38: 9-43.
- Bosence, D.W. & Wilson, J. 2003. Maerl growth, carbonate production rates and accumulation rates in the northeast Atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 21-31.
- Boudouresque, C.F., Gerbal, M. & Knoepffler-Péguy, M. 1985. L'algue japonnaise *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) en Méditerranée. *Phycologia* 24(3): 364-366.
- Braga, J.C. & Bassi, D. 2007. Neogene history of *Sporolithon* Heydrich (Corallinales, Rhodophyta) in the Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 189-203.
- Braga, J.C. & Aguirre, J. 2009. *Algas calcáreas del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Guía de campo*. ACUAMED, Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. 143 pp.
- Brandano, M., Vannucii, G., Pomar, L. & Obrador, A. 2005. Rhodolith assemblages from the lower Tortonian carbonate ramp of Menorca (Spain): environmental and paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 226: 307-323.
- Bressan, G. & Babbini, L. 2003. Corallinales del mar Mediterraneo: guida alla determinazione. *Società Italiana di Biologia Marina* 10(2): 1-237.
- Brodie, J., Maggs, C.A. & John, D.M. 2007. *Green Seaweeds of Britain and Ireland*. British Phycological Society, Dunmurry, Northern Ireland. 238 pp.
- Cabanas, J.M., González, N., González, J.J. & García-Fernández, C. 1983. Nutrientes en la Ría de Arosa: distribución e interrelación. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 1(1): 72-84.
- Cabioc'h, J. 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux Mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Botanica Marina* 9(1-2): 33-53.
- Cabioc'h, J. 1968. Quelques particularités anatomiques du *Lithophyllum fasciculatum* (Lamarck) Foslie. *Bulletin de la Société botanique de France* 115: 173-186.
- Cabioc'h, J. 1969. Les fonds de maerl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers de Biologie Marine* 10: 139-161.
- Cabioc'h, J. 1972. Etude sur les Corallinacées. II.- La morphogenèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cahiers de Biologie Marine* 13: 137-288.
- Cabioc'h, J. 1974. Un fond de maerl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Bulletin de la Société Phycologique de la France* 19: 74-82.

- Cabioc'h, J. 1997. 4.5. Le maerl. En: *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord. Synthèse, menaces et perspectives*. Dauvin, J.C. (Ed.). Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. 359 pp.
- Cabioc'h, J. & Giraud, G. 1978. Apport de la microscopie électronique à la comparaison de quelques espèces de *Lithothamnion philippi*. *Phycologia* 17(4): 369-381.
- Cabioc'h, J. & Giraud, G. 1986. Structural aspects of biomineralization in the coralline algae (calcified Rhodophyceae). En: *Biomineralization in Lower Plants and Animals*. Leadbeater, B.S.C., Riding, R. (Eds.). Clarendon Press, Oxford. pp: 141-156.
- Cabioc'h, J. & Magne, F. 1987. Première observation du *Lomentaria hakodatensis* (Lomentariaceae, Rhodophyta) sur les côtes françaises de la Manche (Bretagne Occidentale). *Cryptogamie, Algologie* 8(1): 41-48.
- Cabioc'h, J. & Mendoza, M.L. 1998 *Mesophyllum alternans* (Foslie) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta), a mediterraneo-atlantic species, and new considerations on the *Lithothamnion philippii* Foslie complex. *Phycologia* 37(3): 208-221.
- Cabioc'h, L. 1968. Contribution a la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* 9(5): 642-669.
- Cadée, G.C. 1968. Molluscan biocoenoses and thanathocoenoses in the Ría de Arosa, Galicia, Spain. *Zoologische Verhandelingen* 95: 1-46.
- Canals, M. & Ballesteros, E. 1997. Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research II* 44(3/4): 611-629.
- Castriota, L., Agamennone, F. & Sunseri, G. 2005. The mollusc community associated with maerl beds of Ustica Island (Tyrrhenian Sea). *Cahiers de Biologie Marine* 46: 289-297.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E. 1996. 18S rRNA sequence of *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae), and the phylogeny of heterokont algae (Ochrophyta). *Phycologia* 35(6): 500-510.
- Chamberlain, Y.M. 1983. Studies in the Corallinales with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 11(4): 292-332.
- Cho, T.O., Boo, S.M., Hommersand, M.H., Maggs, C.A., McIvor, L. & Fredericq, S. 2008. *Gayliella* gen. nov. in the tribe Ceramieae (Ceramiales, Rhodophyta) based on molecular and morphological evidence. *Journal of Phycology* 44: 721-738.
- Choi, H-G., Kim, M.S., Guiry, M.D. & Saunders, G.W. 2001. Phylogenetic relationships of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) and its relatives based on anatomical and nuclear small-subunit rDNA sequence data. *Canadian Journal of Botany* 79: 1465-1476.
- Choi, H-G., Kraft, G.T., Kim, H-S., Guiry, M.D. & Saunders, G. 2008. Phylogenetic relationships among lineages of the Ceramiales (Ceramiales, Rhodophyta) based on nuclear small subunit rDNA sequence data. *Journal of Phycology* 44: 1033-1048.
- Centro de Investigación Mariñas (CIMA). 2007. *Memoria da actividade do ano 2007*. Xunta de Galicia. <http://www.cimacoron.org>.
- Cotton, A.D. 1912. Clare Island Survey. 15.- Marine Algae. *Proceedings of the Royal Irish Academy* 31: 1-178.
- Cremades, J. & Bárbara, I. 1990. *Audouinella corymbifera* (Thuret) Dixon y *Aphanocladia stichidiosa* (Funk) Ardré, dos nuevos rodófitos para el noroeste peninsular. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 47(2): 494-496.
- Cremades, J., Bárbara, I. & Veiga, A.J. 1997a. *Amphiroa van-bosseae* (Corallinales, Rhodophyta) on European Atlantic coasts. *Cryptogamie, Algologie* 18(1): 11-18.
- Cremades Ugarte, J., Freire Gago, O. & Peteiro García, C. 2006. Biología, integración y distribución del alga alóctona *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) en las comunidades bentónicas de las costas de Galicia (NW de la Península Ibérica). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(2): 169-187.
- Cremades, J., Bárbara, I. & No Couto, E. 2007. Sobre la presencia del rodófito *Plocamium raphelisiaenum* (Plocamiales, Florideophyceae) en las costas meridionales europeas. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 60(2): 443-447.
- Critchley, A.T., Farnham, W.F. & Morrel, S.L. 1983. A chronology of new European sites of attachment for the invasive brown alga, *Sargassum muticum*, 1973-1981. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 63: 799-811.
- Crouan, P.L. & Crouan, H.M. 1852. *Algues marines du Finistère, 2. Floridées*. Brest. 404 pp.
- DAISIE. 2009. *Handbook of Alien Species in Europe*. Springer, Dordrecht. 399 pp.
- De Castro M., Gómez-Gesteira, M., Prego, M., Taboada, J.J., Montero, P., Herbello, P. & Pérez-Villar, V. 2000. Wind and tidal influence

- of water circulation in a Galician ria (NW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 161-176.
- De Castro M., Gómez-Gesteira, M., Prego, M. & Alvarez, I. 2004. Ria-ocean exchange driven by tides in the Ria of Ferrol (NW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61: 15-24.
- De Castro M., Gómez-Gesteira, M., Alvarez, I. & Prego, M. 2006. Seasonal evolution of the transverse thermohaline asymmetry in the Ria de Pontevedra (northwestern Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70: 673-681.
- De Castro Nunes, J.M., Pita de Beauclair Guimaraes, S.M., Donnangelo, A., Farias, J. & Horta, P. 2008. Aspectos taxonômicos de três espécies de Coralináceas nao articuladas do litoral do estado da Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 59(1): 75-86.
- De Grave, S. & Whitaker, A. 1999. A census of maerl beds in Irish waters. *Marine and Freshwater Ecosystems Aquatic Conservation* 9: 303-311.
- De Grave, S., Fazakerley, H., Kelly, L., Guiry, M.D., Ryan, M. & Walshe, J. 2000. A study of selected maërl beds in Irish waters and their potential for sustainable extraction. *Marine Resource Series* 10: 1-44.
- Decaisne, J. 1842. Essais sur une classification des algues et des polypiers calcifères de Lamouroux. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique Série 2*, 17: 297-381.
- Díaz, P. & Bárbara, I. 2005. Biology, populations and distribution area of the European endemic species *Ptilothamnion sphaericum* (Ceramiales, Rhodophyta) in the Iberian Peninsula. *Thalassas* 21(2): 21-30.
- Díaz, P., Berceibar, E., Bárbara, I., Cremades, J. & Santos, R. 2009. Biology and taxonomic identity of *Erythroglussum lusitanicum* (Delesseriaceae, Rhodophyta) from the Iberian Peninsula. *Botanica Marina* 52: 207-216.
- Dixon, P.S. 1965. Perennation, vegetative propagation and algal life histories, with special reference to *Asparagopsis* and other Rhodophyta. *Botanica Gothoburgensia* 3: 67-74.
- Dixon, P.S. & Irvine, L.M. 1977. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 1 Introduccion, Nemaliales, Gigartinales*. British Museum (Natural History). Londres. 252 pp.
- Donnan, D.W. & Moore, P.G. 2003. Conclusions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 77-78.
- Donze, M. 1968. The algal vegetation of the Ria de Arosa (NW. Spain). *Blumea* 16: 159-192.
- Ellis, J. 1768. Extract of a Letter from John Ellis, Esquire, F. R. S. to Dr. Linnaeus, of Upsal, F. R. S. on the Animal Nature of the Genus of Zoophytes, Called Corallina. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 57(1): 404-427.
- Eno, N.C., Clark, R.A. & Sanderson, W.G. 1997. *Non-native marine species in British waters: a review and directory*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough. 83 pp.
- Evans, G. & Prego, R. 2003. Rias, estuaries and incised valleys: is a ria an estuary? *Marine Geology* 196(3-4): 171-175.
- Farnham, W.F., Fletcher, R.L. & Irvine, L.M. 1973. Attached *Sargassum* found in Britain. *Nature* 243(5404): 231-232.
- Farnham, W.F. & Jephson, N.A. 1977. A survey of the maerl beds of Falmouth (Cornwall). *British Phycological Journal* 12: 119.
- Farrow, G.E., Cucci, M. & Scoffin, T.P. 1978. Calcareous sediments on the nearshore continental shelf of western Scotland. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 76(B): 55-76.
- Fazakerley, H. & Guiry, M.D. 1998. *The distribution of maerl beds around Ireland and their potential for sustainable extraction*. Marine Institute, National University of Ireland, Galway.
- Feldmann, J. & Hamel, G. 1936. Floridées de France VII Gélidiales. *Revue Algologique* 9: 85-140.
- Fernández, F. & Lavin, A. 1982. Contribución al estudio del flujo de agua entrante y saliente en la Ria de Arousa. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 7(2): 163-180.
- Fletcher, R.L. & Manfredi, C. 1995. The occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the south coast of England. *Botanica Marina* 38(4): 355-358.
- Foslie, M. 1894 [1895]. The Norwegian Forms of Lithothamnion. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*: 1-180.
- Foster, M. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. *Journal of Phycology* 37: 659-667.
- Foster, M., Riosmena-Rodríguez, R., Steller, D.L. & Woelkerling, W.J. 1997. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. En: *Pliocene Carbonates and Related Facies Flanking the Gulf of California, Baja California, Mexico*. M. E. Johnson and J. Ledesma-Vázquez (Eds.), Geological Society of

- America, Special Paper 318. Boulder, Colorado. pp: 127-139.
- Fragoso-Tejas, D., Márquez-Guzmán, J. & Novelo, E. 1994. Técnicas de tinción modificadas para el estudio de algas coralinas no geniculadas (Rhodophyta). *Ciencias Marinas* 20(4): 487-510.
- Fragoso-Tejas, D. & Rodriguez, D. 2002. Algas coralinas no geniculadas (Corallinales, Rhodophyta) en el Pacífico tropical mexicano. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 73(2): 97-136.
- Freiwald, A. 1995. Sedimentological and biological aspects in the formation of branched rhodoliths in northern Norway. *Beitrage zur Paläontology* 20: 7-19.
- Freiwald, A., Henrich, R., Schäfer, P. & Willkomm, K. 1991. The significance of high-boreal to subarctic maerl deposits in Northern Norway to reconstruct Holocene climatic changes and sea level oscillations. *Facies* 25: 315-340.
- Garbary, D. 1976. Life-forms of algae and their distribution. *Botanica Marina* 19(2): 97-106.
- García-Gil, S., Durán, R. & Vilas, F. 2000. Side scan sonar image and geologic interpretation of the Ría de Pontevedra seafloor (Galicia, NW Spain). *Scientia Marina* 64(4): 393-402.
- Gayral, P. 1958. *Algues de la côte atlantique marocaine*. Rabat. 523 pp.
- Gautier, M. 1971. Le maerl sur le littoral de la Bretagne. *Cahiers Oceanographiques* 23: 171-191.
- Goldberg, N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperance Bay, Western Australia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86: 1291-1296.
- Gómez, A., Ribera, A. & Chacáregui, G. 1986. Estudio de la vegetación marina de la bahía de Palma (Mallorca). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 3(1): 29-42.
- Gómez-Gesteira, J.L. & Dauvin, J-C. 2005. Impact of the Aegean Sea oil spill on the subtidal fine sand macrobenthic community of the Ares-Betanzos Ría (Northwest Spain). *Marine Environmental Research* 60: 289-316.
- González, N., González, J.J., García, C. & Cabanas, J.M. 1979. Dinámica de nutrientes en las rías de Arosa y Muros (NW España). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 5: 52-79.
- Gorostiaga, J.M., Santolaria, A., Secilla, A., Casares, C. & Díez, I. 2004. Check-list of the Basque coast benthic algae (North of Spain). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 61(2): 155-180.
- Grall, J. 2002. Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maerl: réponses aux variations de l'environnement côtier. Tesis doctoral. Université de Bretagne Occidentale. Brest. 302 pp.
- Grall, J. 2003. Fiche de synthèse sur les biocénoses: le bancs de maerl. *IFREMER*: 1-20.
- Grall, J. & Glémarec, M. 1997. Biodiversité des fonds de maerl en Bretagne: approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie et Milieu* 47(4): 339-349.
- Grall, J. & Hall-Spencer, J.M. 2003. Problems facing maerl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 55-64.
- Grall, J., Glémarec, M. & Hall-Spencer, J.M. 2003. Maerl beds diversity in Brittany: the importance of architectural complexity and heterogeneity and consequences of disturbance. *Resumen de abstracts del congreso EMBS Marine Biodiversity (Aveiro, Portugal)*: 30.
- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B. & Riera, P. 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ($d^{15}N$ and $d^{13}N$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338: 1-15.
- Gray, S., Kinross, J., Read, P. & Marland, A. 2000. The nutrient assimilative capacity of maerl as a substrate in constructed wetland systems for waste treatment. *Water Research* 34(8): 2183-2190.
- Guillermes, I. 1997. *Estudio del fouling algal y su prevención sobre estructuras sumergidas en el puerto de Vigo (Galicia, N.O. peninsular)*. Tesis doctoral. Universidade da Coruña. A Coruña. 268 pp.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2009. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Gunnarsson, K. 1977. Dörungar á kóralsetlögum í Arnarfirdi. *Hafrannsóknir* 10: 1-10.
- Halfar, J. & Mutti, M. 2005. Global dominance of coralline red-algal facies: a response to Miocene oceanographic events. *Geology* 33(6): 481-484.
- Halfar, J., Eisele, M., Riegl, B., Hetzinger, S. & Godínez-Orta, L. 2009. Acoustic mapping of rhodolith-dominated carbonates at Punta Chivato, Mexico. *Museologia scientifica e Naturalistica, volumen speciale 6th Regional Symposium of the International Fossil Algae Association*: 37.

- Hall-Spencer, J.M. 1994. *Biological studies on non-geniculate Corallinaceae*. Tesis doctoral. Universidad de Londres. 222 pp.
- Hall-Spencer, J.M. 1995. The effects of scallop dredging on maerl beds in the firth of clyde. *Porcupine Newsletter* 6(1): 16-18.
- Hall-Spencer, J.M. & Moore, P.G. 1999. Impact of scallop dredging on maerl grounds. En *The effects of fishing on non-target species and habitats. Biological, conservarion and socio-economic issues*. Kaiser, M.J. & Groot S.J. (Eds.). Blackwell Science, The European Commission Fisheries, Agriculture and Agroindustrial Research Programme (FAIR).
- Hall-Spencer, J.M. & Moore, P.G. 2000. Scallop dredging has profound, long-term impacts on mael habitats. *ICES Journal of Marine Sciences* 57: 1407-1415.
- Hall-Spencer, J.M, Grall, J., Moore, P.G. & Atkinson, R.J.A. 2003. Bivalve fishing and maerl-bed conservation in France and the UK-retrospect and prospect. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 33-41.
- Hall-Spencer, J.M., White, N., Gillespie, E., Gilham, K. & Foggo, A. 2006. Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Marine Ecology Progress Series* 326: 1-9.
- Hall-Spencer, J.M. & Bamber, R. 2007. Efectos del cultivo del salmón sobre crustáceos bénticos. *Ciencias Marinas* 33(4): 353-366.
- Hall-Spencer, J.M., Rodolfo-Metalpa, R., Martin, S., Ransome, E., Fine, M., Turner, S.M., Rowley, S.J., Tedesco, D. & Buia, M.C. 2008a. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature Letters* 453: 96-99.
- Hall-Spencer, J.M., Kelly, J. & Maggs, C.A. 2008b. Assessment of maerl beds in the OSPAR area and the development of a monitoring program. pp. 1-30. Ireland: Department of the Environment, Heritage and Local Government (DEHLG). Summary record MASH 2007. MASH 07/10/1-E, Annex 9. 30 pp.
- Hamel, G. 1928. Les algues de Vigo. *Revue Algologique* 4: 81-95.
- Harstein, N.D. & Stevens, C.L. 2005. Deposition beneath long-line mussel farms. *Aquacultural Engineering* 33: 192-213.
- Harvey, W.H. 1847. *Phycologia Británica*. Vol. 1, Fasc. 13. Reeve & Benham, Londres.
- Harvey, A., Woelkerling, W., Farr, T., Neill, K. & Nelson, W. 2005. *Coralline algae of cetral New Zealand. An identification guide to common "crustose" species*. NIWA Information Series 57: 1-145.
- Harvey, A. & Woelkerling, W.J. 2007. Guía para la identificación de rodolitos de algas rojas coralinas no geniculadas (Corallinales, Rhodophyta). *Ciencias Marinas* 33(4): 411-426.
- Hauton, C., Hall-Spencer, J.M. & Moore, P.G. 2003. An experimental study of the ecological impacts of hydraulic bivalve dredging on maerl. *ICES Journal of Marine Sciences* 60: 381-392.
- Hay, C.H. 1990. The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *British Phycological Journal* 25(4): 301-313.
- Hayden, H.S., Bloomster, J., Maggs, C.A., Silva, P.C., Stanhope, M.J. & Waaland, J.R. 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *European Journal of Phycology* 38: 277-294.
- Hernández-González, C.L., Gil-Rodríguez, M.C., Cruz-Reyes, A., Domínguez-Alvarez, S. & Soler Onís, E. 2004. Comunidades vegetales submarinas. Análisis previo a la instalación de un cultivo off-shore. *Revista de la Academia Canaria de las Ciencias* 16(4): 9-36.
- Hily, C. & Grall, J. 2003. Suivi stationnel des bancs de maerl. FT02-2003-01.doc. <http://www.rebent.fr>.
- Hily, C., Potin, P. & Floch, J.Y. 1992. Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disurbances in the Bay of Brest, France. *Marine Ecology Progress Series* 85: 115-130.
- Hinojosa, G., Maggs, C.A. & Johnson, M.P. 2009. Like a rolling stone: the mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology* 90(2): 517-528.
- Hoek, C. van den. 1975. Phytogeographic provinces along the coasts of the northern Atlantic Ocean. *Phycologia* 14(4): 317-330.
- Hoek, C. van den & Breeman, A.M. 1990. Seaweed biogeography of the North Atlantic: where are we now? En: *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*, D. J. Garbary & G. R. South (Eds.). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. pp: 55-86.
- Hoeksema, B.W. & Hoek, C. van den. 1983. The taxonomy of *Ulva* (Chlorophyceae) from the coastal region of Roscoff (Brittany, France). *Botanica Marina* 26(2): 65-86.
- Howell, R. 1985. The effect of bait-digging on the bioavailability of heavy metals from superficial intertidal marine sediments. *Marine Pollution Bulletin* 16: 292-295.

- Husa, V., Sjötn, K. & Lein, T.E. 2004. The newly introduced species *Heterosiphonia japonica* Yendo (Dasyaceae, Rhodophyta): geographical distribution and abundance at the Norwegian southwest coast. *Sarsia* 89: 211-217.
- Huvé, H. 1955. Contribution a l'étude des fonds a Lithothamnium (?) solutum Foslie (=Lithophyllum solutum (Foslie) Lemoine) de la region de Marseille. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 18(1): 105-133.
- ICES (International Council for the Exploration of the Sea). 2006. *Working group on introductions and transfers of marine organisms (WGITMO)*. ICES CM 2006/ACME: 05. 16-17 March 2006, Oostende, Belgium. 334 pp.
- IMPACT (Oslo and Paris Conventions for the Prevention of marine Pollution Working Group on Impacts on the Marine Environment). 1998. *Marine Habitats reviews presented by the United Kingdom*. English Nature. Peterborough.
- Inderjit, Chapman, D., Ranelletti, M. & Kaushik, S. 2006. Invasive marine algae: an ecological perspective. *Botanical Review* 72:153-178.
- Irvine, L.M. 1983. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 2A Cryptonemiales sensu stricto, Palmariales, Rhodymeniales*. British Museum (Natural History). London. 115 pp.
- Irvine, D.E.G., Guiry, M.D., Tittley, I. & Russell, G. 1975. New and interesting marine algae from the Shetland Isles. *British Phycological Journal* 10: 57-71.
- Irvine, L.M. & Chamberlain, Y.M. 1994. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta, Part 2B Corallinales, Hildenbrandiales*. The Natural History Museum, Londres. 276 pp.
- Jacquotte, R. 1962. Étude des fonds de maerl de Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 26: 141-235.
- Joint Nature Conservation Committee (JNCC). 1999. *UK Biodiversity group tranche 2 action plans. Volume V: maritime species and habitats*. 161 pp. <http://www.ukbap.org.uk/UKPlans>.
- Kaiser, M.J., Broad, G. & Hall, S.J. 2001. Disturbance of intertidal soft-sediment benthic communities *Journal of Sea Research* 45: 119-130.
- Kamenos, N.A., Moore, P.G. & Hall-Spencer, J. 2003. Substratum heterogeneity of dredged vs un-dredged maerl grounds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 411-413.
- Kamenos, N.A., Moore, P.G. & Hall-Spencer, J.M. 2004a. Maerl grounds provide both refuge and high growth potential for juvenile queen scallops (*Aequipecten opercularis* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 313: 241-254.
- Kamenos, N.A., Moore, P.G. & Hall-Spencer, J.M. 2004b. Attachment of the juvenile queen scallop (*Aequipecten opercularis* (L.)) to maerl in mesocosm conditions: juvenile habitat selection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306: 139-155.
- Kamenos, N.A., Cusack, M. & Moore, P.G. 2008a. Coralline algae are global palaeothermometers with bi-weekly resolution. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72: 771-779.
- Kamenos, N.A., Strong, S.C., Shenoy, D.M., Wilson, S.T., Hatton, A.D. & Moore, P.G. 2008b. Red coralline algae as a source of marine biogenic dimethylsulphoniopropionate. *Marine Ecology Progress Series* 372: 61-68.
- Kamenos, N.A., Cusack, M., Huthwelker, T., Lagarde, P. & Scheibling, R.E. 2009. Mg-lattice associations in red coralline algae. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 73: 1901-1907.
- Keegan, B. 1974. The macrofauna of maerl substrates on the west coast of Ireland. *Cahiers de Biologie Marine* XV: 513-530.
- King, R.J. & Schramm, W. 1982. Calcification in the maerl coralline alga *Phymatolithon calcareum*: effects of salinity and temperature. *Marine Biology* 70: 197-204.
- Klein, J.C. & Verlaque, M. 2009. Macroalgal assemblages of disturbed coastal detritic bottoms subject to invasive species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 461-468.
- Koeman, R.P.T. 1985. *The taxonomy of Ulva Linnaeus, 1753, and Enteromorpha Link, 1820, (Chlorophyceae) in the Netherlands*. Drukkerij van Denderen B.V., Groningen. 201 pp.
- Koldijk, W.S. 1968. Bottom sediments of the Ria de Arosa (Galicia, NW Spain). *Leidse Geologische Mededelingen* 37: 77-134.
- Komárek, J. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. Chroococcales. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 73: 157-226.
- Komárek, J. & Anagnostidis, K. 1989. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 - Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 82(3): 247-345.
- Komárek, J. & Anagnostidis, K. 1999. *Cyanoprokaryota 1.Teil: Chroococcales*. Gustav Fischer Verlag Jena. Jena. 548 pp.
- Kützing, F.T. 1841. *Ueber die "Polypiers calcifères" des Lamouroux*. F. Thiele, Nordhausen. 34 pp.

- L'Hardy-Halos, M.T. 1986. Observations on two species of *Antithamnionella* from the coast of Brittany. *Botanica Marina* 24: 37-42.
- L'Hardy-Halos, M.T., Castric-Fey, A., Girard-Descatoire, A. & Lafargue, F. 1973. Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal du substrat rocheux: l'Archipel de Glénan. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne* 48: 103-128.
- Lane, C.E., Mayes, C., Druhl, L.D. & Saunders, G.W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *Journal of Phycology* 42: 493-512.
- Lanza-Suárez, N. & Fernández-Pulpeiro, E. 1984. Briozoos infralitorales de Galicia: Queilostomados. *Investigación Pesquera* 48(2): 269-284.
- Leliaert, F., Boedeker, C., Peña, V., Bunker, F., Verbruggen, H. & De Clerck, O. 2009. *Cladophora rhodolithicola* sp. nov. (Cladophorales, Chlorophyta), a diminutive species from European maërl beds. *European Journal of Phycology* 44(2): 155-169.
- Lemoine, Mme. P. 1910. Répartition et mode de vie du Maërl (*Lithothamnium calcareum*) aux environs de Concarneau (Finistère). *Annales de l'Institut Océanographique. Fondation Albert I^{er}, Prince de Monaco* 1(3): 27.
- Lemoine, Mme. P. 1915. Calcareous algae. *Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent seas* II. Biology: 31.
- Lewalle, J. 1977. Détermination macroscopique des Algues rouges calcaires (Corallinaceae et Squamariaceae) du golfe de Naples. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 32: 241-270.
- Lindstrom, S.C. & Gabrielson, P.W. 1989. Taxonomic and distributional notes on northeast Pacific Antithamnieae (Ceramiales, Rhodophyta). *The Japanese Journal of Phycology (Sôri)* 37: 221-235.
- Logan, B.W., Harding, J.L., Ahr, M., Williams, J.P. & Sleep, R.G. 1969. Late Quaternary carbonate sediments of the Yucatán shelf, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists Memoirs* 11: 5-128.
- López-Benito, M. 1963. Estudio de la composición química del *Lithothamnium calcareum* (Aresch.) y su aplicación como corrector de cultivo. *Investigación Pesquera* 23: 53-70.
- López-Varela, C. 2000. Estudio de las poblaciones infralitorales de *Laminaria ochroleuca* y *L. hyperborea* (Laminariales, Phaeophyta). Tesis de Licenciatura. Universidade da Coruña. A Coruña. 116 pp.
- Maggs, C.A. 1983. Seasonal study of seaweed communities on subtidal maërl (unattached coralline algae) in Galway Bay, Ireland. *Progress in Underwater Science* 9: 27-40.
- Maggs, C.A. & Guiry, M.D. 1982. Morphology, phenology and photoperiodism in *Halymenia latifolia* Kütz. (Rhodophyta) from Ireland. *Botanica Marina* 25(12): 589-599.
- Maggs, C.A., Guiry, M.D. & Irvine, L.M. 1983. The life history in culture of an isolate of *Rhododiscus pulcherrimus* (Naccariaceae, Rhodophyta) from Ireland. *British Phycological Journal* 18: 206.
- Maggs, C.A. & Irvine, L.M. 1983. *Peyssonnelia immersa* sp. nov. (Cryptonemiales, Rhodophyta) from the British Isles and France, with a survey of infrageneric classification. *British Phycological Journal* 18(3): 219-238.
- Maggs, C.A. & Guiry, M.D. 1987. *Gelidiella calcicola* sp. nov. (Rhodophyta) from the British Isles and Northern France. *British Phycological Journal* 22(4): 417-434.
- Maggs, C.A. & Guiry, M.D. 1989. A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae. *British Phycological Journal* 24(3): 253-269.
- Maggs, C.A. & Hommersand, M.H. 1993. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1 Rhodophyta. Part 3A Ceramiales*. The Natural History Museum, London. 464 pp.
- Maggs, C.A. & Stegenga, H. 1999. Red algal exotics on North Sea coasts. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 52: 243-258.
- Mannino, A.M., Castriota, L., Beltrano, A.M. & Sunseri, G. 2002. The epiflora of a rhodolith bed from the Island of Ustica (Southern Tyrrhenian Sea). *Flora Mediterránea* 12: 11-28.
- Marrack, E. 1999. The relationship between water motion and living rhodolith beds in the Southwestern Gulf of California, Mexico. *Palaos* 14: 159-171.
- Martin, S., Clavier, J., Guarini, J.M., Chauvaud, L., Hily, C., Grall, J., Thouzeau, G., Jean, F. & Richard, J. 2005. Comparison of *Zostera marina* and maërl community metabolism. *Aquatic Botany* 83: 161-174.
- Martin, S., Castets, M.D. & Clavier, J. 2006. Primary production, respiration and calcification of the temperate free-living coralline alga *Lithothamnium corallioides*. *Aquatic Botany* 85: 121-128.

- Martin, S., Clavier, J., Chauvaud, L. & Thouzeau, G. 2007a. Community metabolism in temperate maerl beds. I. Carbon and carbonate fluxes. *Marine Ecology Progress Series* 335: 19-29.
- Martin, S., Clavier, J., Chauvaud, L. & Thouzeau, G. 2007b. Community metabolism in temperate maerl beds. II. Nutrient fluxes. *Marine Ecology Progress Series* 335: 31-41.
- Martin, S. & Gattuso, J-P. 2009. Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology* 15: 2089-2100.
- Méndez, G. & Vilas, F. 2005. Geological antecedents of the Rias Baixas (Galicia, northwest Iberian Peninsula). *Journal of Marine Systems* 54: 195-207.
- Mendoza, M.L. & Cabioc'h, J. 1998. Étude comparée de la reproduction de *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin et *Lithothamnion corallioides* (P. & H. Crouan) P. & H. Crouan (Corallinales, Rhodophyta), et reconsiderations sur le définition des genres. *Canadian Journal of Botany* 76: 1433-1445.
- MeteoGalicia. 2007. *MeteoGalicia*. Conselleria de Medio Ambiente, Territorio e Infraestruturas, Xunta de Galicia. <http://www.meteogalicia.es>.
- Ministerio de Medio Ambiente. 2005. *Plan rector de uso y gestión del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia*. Gobierno de España.
- Ministerio de Medio Ambiente. 2008. *Red Natura 2000 en España*. Gobierno de España. <http://www.marm.es>.
- Miranda, F. 1934. Materiales para una flora marina de las rías bajas gallegas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 34: 165-180.
- Miranda, F. 1935. Algas coralíneas fósiles del Terciario de San Vicente de la Barquera (Santander). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 35: 279-292.
- Miranda, F. 1936. Nuevas localidades de algas de las costas septentrionales y occidentales de España y otras contribuciones ficológicas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 36: 367-381.
- Molares, J. 2007. El marisqueo: razones para la supervivencia de una actividad artesanal. *Libro de Actas del XI Congreso Nacional de Acuicultura* Tomo 2: 905-910.
- Mora, J. 1980. *Poblaciones bentónicas de la Ría de Arosa*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela. 335 pp.
- Mora, J., Sánchez-Mata, A. & Lastra, M. 1998. Variación estacional de la fauna bentónica de un fondo de maerl bajo la influencia de un polígono de bateas de mejillón. *Libro de Resúmenes de X Simposio Ibérico de estudos de bentos marinho (Playa do Carvoeiro, Algarve, Portugal)*: 96.
- Nelson, W. 2009. Calcified macroalgae -critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Marine and Freshwater Research* 60: 787-601.
- Niell, F.X. 1970. Adiciones a la flora de algas bentónicas de la ría de Vigo. *Investigación Pesquera* 34(2): 299-308.
- Niell, F.X. 1978. Catálogo florístico y fenológico de las algas superiores y cianofíceas bentónicas de las Rías Bajas gallegas. *Investigación Pesquera*, 42(2): 365-400.
- Oliver y Román, B. 1951. La energía de las mareas, posibilidad de su aprovechamiento en las costas de España. *Revista de Obras Públicas* 98 (Tomo I): 125-132.
- OSPAR. 2006. *Case reports for the initial list of threatened species and/or declining species and habitats in the OSPAR region*. OSPAR Commission. 150 pp.
- Otero, X.L., Quintas, I. & Macías, F. 2001. Caracterización físico-química de biodepositos de mejillón en las Rías Baixas (Galicia-NO Península Ibérica). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 11: 197-206.
- Otero, X.L., Vidal-Torrado, P., Calvo de Anta, R. & Macías, F. 2005. Trace elements in biodeposits and sediments from mussel culture in the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). *Environmental Pollution* 136: 119-134.
- Otero, X.L., Calvo de Anta, R. & Macías, F. 2006. Sulphur partitioning in sediments and biodeposits below mussel rafts in the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). *marine Environmental Research* 61: 305-325.
- Otero, X.L., Calvo de Anta, R. & Macías, F. 2009. Iron geochemistry under mussel rafts in the Galician ria system (Galicia, NW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81: 83-93.
- Otero-Schmitt, J. 1993. *Estudio de las fitocenosis bentónicas litorales en el tramo de costa comprendido entre Pta. Louro y Pta. Remedios (La Coruña-España)*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela. 438 pp.
- Otero-Schmitt, J. & Pérez-Cirera, J.L. 2002. Infralittoral benthic biocenoses from northern

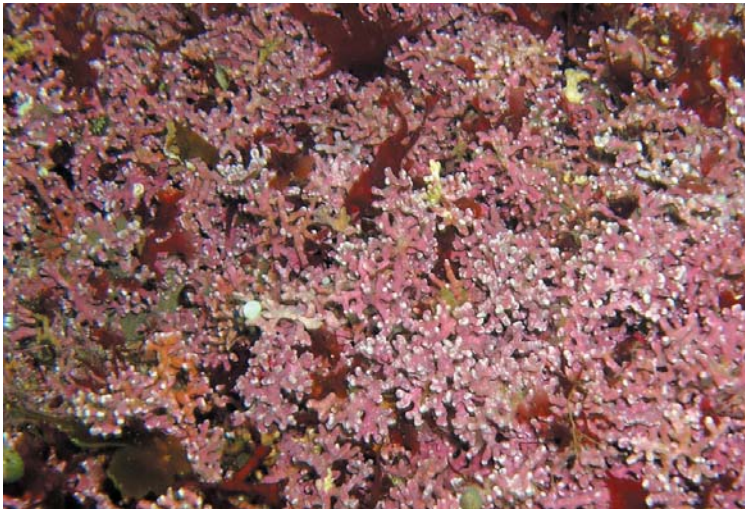
- Ría de Muros, Atlantic coast of northwest Spain. *Botanica Marina* 45: 93-122.
- Otto, L. 1975. *Oceanography of the Ría de Arosa*. Tesis doctoral. Universidad de Leiden, Leiden, Holanda. 210 pp.
- Parada, J.M. 2007. Asesoramiento técnico a las organizaciones de mariscadores para el manejo de recursos marinos. *Libro de Actas del XI Congreso Nacional de Acuicultura* Tomo 2: 911-914.
- Peleteiro, J.B., Trujillo, V., Bañón, R., Ribó, J., Olmedo, M., Álvarez-Blázquez, B., Rodríguez, J.L., Pazó, J. & Otero, J.J. 2008. Explotación. Pesca, marisqueo y acuicultura en la Ría de Vigo. En *La Ría de Vigo. Una aproximación integral al ecosistema marino de la Ría de Vigo*. González-Garcés, A., Vilas F. & Álvarez, X.A. (Eds.) Instituto de Estudios Vigueses, Vigo. pp: 257-323.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2002. Caracterización florística y zonación de las algas bentónicas marinas del puerto de A Coruña (N.O. Península Ibérica). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 12: 35-66.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maërl de la Ría de Arousa (N. O. Península Ibérica). *Anales de Biología* 26: 21-27.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2006a. Los fondos marinos de maërl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 15: 7-25.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2006b. Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European coasts. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 13-26.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2008a. Maërl community in the north-western Iberian peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 339-366.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2008b. Biological importance of an Atlantic maërl bed off Benencia Island (northwest Iberian Peninsula). *Botanica Marina* 51(6): 493-505.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2009. Distribution of the Galician maërl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of areas in future conservation actions. *Cahiers de Biologie Marine* 50(4): 353-368.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2010a. New records of crustose seaweeds associated with subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain). *Botanica Marina* 53(1): 41-61.
- Peña, V. & Bárbara, I. 2010b. Seasonal patterns in the maërl community: case study of shallow subtidal European Atlantic beds. *European Journal of Phycology*. En prensa.
- Peña, V., Bárbara, I., Bercibar, E. & Santos, R. 2009a. Present distribution of maërl beds in the Atlantic Iberian Peninsula. *Museologia scientifica e Naturalistica, volumen speciale 6th Regional Symposium of the International Fossil Algae Association*: 46.
- Peña, V., Adey W, Riosmena-Rodríguez, R., Jung, M-Y., Afonso-Carrillo, J., Choi, H-G. & Bárbara, I. 2009b. *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new maërl-forming species from the NE Atlantic. *Enviado a Journal of Phycology*.
- Pereira, P.M.F., Black, K.D., McLusky, D.S. & Nickell, T.D. 2004. Recovery of sediments after cessation of marine fish farm production. *Aquaculture* 235: 315-330.
- Péres, J.M. & Picard, J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 47(31): 3-137.
- Pérez, R., Lee, J.Y. & Juge, C. 1981. Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite accidentellement dans l'Étang de Thau. *Science et Pêche* 315: 1-12.
- Pérez-Cirera, J.L., Cremades, J. & Bárbara, I. 1989. Precisiones sistemáticas y sinecológicas sobre algunas algas nuevas para Galicia o para las costas atlánticas de la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 46(1): 35-45.
- Perrone, C., Felicini, G.P. & Bottalico, A. 2006. The prostrate system of the Gelidiales: diagnostic and taxonomic importance. *Botanica Marina* 49: 23-33.
- Philippi, R. 1837. Beweis dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Archiv für Naturgeschichte* 3: 387-393.
- Piazzi, L., Balata, D., Pertusati, M. & Cinelli, F. 2004. Spatial and temporal variability of Mediterranean macroalgal coralligenous assemblages in relation to habitat and substratum inclination. *Botanica Marina* 47(2): 105-115.
- Pinho, J.L.S., Vieira, J.M.P. & Carmo, J.S.A. 2001. Hydrodynamics and water quality studies in Ria de Arousa applying mathematical modelling. In *I Congreso Internacional de Ciencia y*

- Tecnología Marina*, Pontevedra: Fundación Fomento del Mar (FOMAR). Pp: 275-284.
- Pita, M.E., Lastra, M., Sánchez-Mata, A. & Mora, J. 1998. Efecto de los campos de bateas de mejillón sobre la distribución vertical de la infauna en los fondos de maërl. *Libro de Resúmenes de X Simposio Ibérico de estudos de bentos marinho (Playa do Carvoeiro, Algarve, Portugal)*: 159.
- PNUMA-PAM-CAR/ZEP. 2008. *Plan de acción del coralígeno y de las demás bioconcreciones calcáreas del Mediterráneo*. RAC/SPA (Ed.), Tunis. 21 pp.
- Potin, P., Floch, J.Y., Augris, C. & Cabioc'h, J. 1990. Annual growth rate of calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia* 204/205: 263-267.
- Ray, J. 1724. *Synopsis Methodica Stirpium Britannicarum*. Ed. III. G. & J. Innys. Londres. 482 pp.
- REBENT (Réseau benthique). 2009. Fiche de synthèse d'habitat "Maërl". <http://www.rebent.org>.
- Rendas, M.J. 2003. SUMARE (Survey of Marine Resources) D5 Data assimilation. Maërl deposits and dynamics-exploitation and conservation. CNRS (Centre national de la Recherche Scientifique. Laboratoire d'informatique, signaux et systèmes. Sophia-Antipolis. France. 22 pp.
- Reverter-Gil, O. & Fernández-Pulpeiro, E. 2001. Inventario y cartografía de los briozoos marinos de Galicia (N.O. de España). *Nova Acta Científica Compostelana Biología. Monografías* 1: 1-243.
- Reviere, B. de & Rousseau, F. 1999. Towards a new classification of the brown algae. *Progress in Phycological Research* 13: 107-201.
- Rey, J. 1993a. Relación morfosedimentaria entre la plataforma continental de Galicia y las Rías Bajas y su evolución durante el cuaternario. *Instituto Español de Oceanografía, Publicaciones Especiales* 17: 1-225.
- Rey, J. 1993b. Mapa fisiográfico submarino de la Ría de Arosa E. 1:50000. *Instituto Español de Oceanografía, Publicaciones Especiales* 15: 1-41.
- Ribera, M.A. & Boudouresque, C.F. 1995. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact. En: *Progress in Phycological Research*. F. E. Round & D. J. Chapman (Eds.). Biopress Ltd. pp. 187-268.
- Rico, J.M. & Guiry, M.D. 1997. Life history and reproduction of *Gelidium maggsiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gelidiales) from Ireland. *European Journal of Phycology* 32(3): 267-279.
- Ríos, P. 2001. *Bancos marisqueros de moluscos bivalvos de sustratos blandos, explotados en la costa de Galicia*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela. 510 pp.
- Riosmena-Rodríguez, R., Woelkerling, W.J. & Foster, M.S. 1999. Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, Mexico. *Phycologia* 38(5): 401-417.
- Riul, P., Targino, C. H., Da Nóbrega, J., Teunis, P. & Antunes, P. 2008. Decrease in Lithothamnion sp. (Rhodophyta) primary production due to the deposition of a thin sediment layer. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88(1): 17-19.
- Riul, P., Lacouth, P., Pagliosa, P.R., Lindsey, M. & Antunes-Horta, P. 2009. Rhodolith beds at the easternmost extreme of South America: community structure of an endangered environment. *Aquatic Botany* 90: 315-320.
- Rivera, M.G., Riosmena-Rodríguez, R. & Foster, M. 2004. Edad y crecimiento de *Lithothamnion muelleri* (Corallinales, Rhodophyta) en el suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 30(1B): 235-249.
- Rosas-Alquicira, E.F., Riosmena-Rodríguez, R., Couto, R.P. & Neto, A.I. 2009. New additions to the Azorean algal flora, with ecological observations on rhodolith formations. *Cahiers de Biologie Marine* 50: 143-151.
- Rousseau, F. & Reviere, B. de. 1999. Invited review 1: Circumscription of the order Ectocarpales (Phaeophyceae): bibliographical synthesis and molecular evidence. *Cryptogamie, Algologie* 20: 5-18.
- Rousseau, F., Burrowes, R., Peters, A.F., Kuhlenskamp, R. & Reviere, B.de. 2001. A comprehensive phylogeny of the Phaeophyceae based on nrDNA sequences resolves the earliest divergences. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 324: 305-319.
- Ruiz-Villareal, M., Montero, P., Taboada, J.J., Prego, R., Leitao, P.C. & Pérez-Villar, V. 2002. Hydrodynamic model study of the Ria de Pontevedra under stuarine conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54: 101-113.
- Ryan, D.A., Brooke, B.P., Collins, F.S., Kendrick, G.A., Baxter, K.J., Bickers, A.N., Siwabessy, P.J.W. & Pattiaratchi, C.B. 2007. The influence of geomorphology and sedimentary processes on shallow-water benthic habitat distribution:

- Esperance Bay, Western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 379-386.
- Salvador, N. 2009. *El gènere Bonnemaisonia (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) a la Península Ibérica i les Illes Balears: taxonomia, cicles vitals, corologia i aplicacions*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona. 256 pp.
- Sánchez-Mata, A., Abella, F.E. & Mora, J. 1998a. Biodiversidad específica de los fondos de maërl (*Lithothamnion corallioides* (P. & H. Crouan) P. & H. Crouan y *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin de la Ría de Vigo. *Libro de Resúmenes de X Simposio Ibérico de estudos de bentos marinho (Playa do Carvoeiro, Algarve, Portugal)*: 168-169.
- Sánchez-Mata, A., Abella, F.E. & Mora, J. 1998b. Cambios estructurales en la composición de dos fondos de maërl sujetos a diferentes condiciones ambientales. *Libro de Resúmenes de XII Congreso bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural*: 48.
- Sánchez-Mata, A., Lastra, M., De la Huz, Ch., Pita M.E. & Mora, J. 1999. Biodiversidad específica de los fondos de maërl *Lithothamnion corallioides* (P. & H. Crouan) P. & H. Crouan y *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin de la Ría de Vigo. *Proceedings of the 34th European Marine Biology Symposium*: 77-78.
- Sánchez-Mata, A. & Mora, J. 2000. A review of marine aquaculture in Spain: production, regulations and environmental monitoring. *Journal of Applied Ichthyology* 16: 209-213.
- Santelices, B. & Hommersand, M. 1997. *Pterocliadiella*, a new genus in the Gelidiaceae (Gelidiales, Rhodophyta). *Phycologia* 36(2): 114-119.
- Santiago-Caamaño J, Durán Neira C, Acuña Castroviejo R. 1990. Aparición de *Undaria pinnatifida* en las costas de Galicia (España). Un nuevo caso en la problemática de introducción de especies foráneas. *Informes técnicos del Centro de Investigaciones Submarinas*, 3: 1-45.
- Sauvageau, C. 1899. Sur les algues qui croissent sur les Araignées de meré dans le Golfe de Gascogne. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences de Paris* 128: 696-698.
- Savini, A., Bracchi, V.A., Basso, D., Corselli, C. & Pennetta, M. 2009. Maërl facies distribution offshore Cilento Peninsula (Tyrrhenian Sea, Italy). *Museologia scientifica e Naturalistica, volumen speciale 6th Regional Symposium of the International Fossil Algae Association*: 51
- Schiberras, M., Rizzo, M., Mifsud, J.R., Camillero, K., Borg, J.A., Lanfranco, E. & Schembri, P.J. 2009. Habitat structure and biological characteristics of a maërl bed off the northeastern coast of the Maltese Islands (central Mediterranean). *Marine Biodiversity* 39: 251-264.
- Seoane-Camba, J. 1960. Comunidades algales de la ría de Vigo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 58(1): 371-374.
- Seoane-Camba, J.A. 1969. Algas bentónicas de Menorca en los herbarios Thuret-Bornet y Sauvageau del Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Investigación Pesquera* 33(1): 213-260.
- Seoane-Camba, J. & Campo Sancho, J. 1968. Resultados de una primera exploración algológica con escafandra autónoma en la Ría de Vigo. *Publicaciones Técnicas de la Junta de Estudios de Pesca* 7: 333-344.
- Siesser, W.G. 1972. Relict algal nodules (Rhodolites) from the south African continental shelf. *Journal of Geology* 80: 611-616.
- Silva, P.C., Meñez, E.G. & Moe, R.L. 1987. Catalog of the benthic marine algae of the Philippines. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 27: 1-179.
- Silva, P.C., Basson, P.W. & Moe, R.L. 1996. *Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean*. Berkeley. 1259 pp.
- Sjötun, K., Husa, V. & Peña, V. 2008. Present distribution and possible vectors of introductions of the alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Europe. *Aquatic Invasions* 3(4): 377-394.
- Sloane, H. 1707. *A voyage to the Islands of Madeira, Babados, Nieves, S. Christophers and Jamaica*. Vol. 1. Publicación privada, Londres. 264 pp.
- Sneed, E.D. & Folk, R.L. 1958. Pebbles in the lower Colorado river, Texas. A study in particle morphogenesis. *Journal of Geology* 66: 114-150.
- Snell, J.A. 1968. The Lithothamnion community in Nord-Møre, Norway with notes on the epifauna of *Desmarestia viridis* (Müller). *Sarsia* 31: 69-74.
- Solórzano, M.R., Cristobo, F.J. & Urgorri, V. 1991. Introducción al poblamiento de poríferos de la biocenosis de maërl en la ría de Arousa (Galicia, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 87: 175-185.

- Soto, J. 1990. Vegetación algal sobre sustrato móvil de la zona circalitoral del sureste de la Península Ibérica: una aproximación. *Folia Botanica Miscellanea* 7: 43-49.
- Stegenga, H. 1997. *Dasya* or *Dasysiphonia*? Identity of a recently introduced red algal species in the Oosterschelde Tidal Basin, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 106.
- Steller, D.L. & Foster, M.S. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 194: 201-212.
- Steller, D.L., Hernández-Ayón, J.M., Riosmena-Rodríguez, R. & Cabello-Pasini, A. 2007. Efecto de la temperatura sobre las tasas de fotosíntesis, crecimiento y calcificación del alga coralina de vida libre *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas* 33(4): 441-456.
- Steneck, R.S. 1986. The ecology of coralline algal crusts: Convergent patterns and adaptative strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 273-303.
- Steneck, R.S. & Dethier, M.N. 1994. A functional group approach to the structure of algal communities. *Oikos* 69: 476-498.
- Tan, I.H., Bloomster, J., Hansen, G., Leskinen, E., Maggs, C.A., Mann, A., Sluiman, H.J. & Stanhope, M.J. 1999. Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1011-1018.
- Tomás, S., Aguirre, J. & Braga, J.C. 2007. Late Hauterivian coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) from the Iberian Chain (E Spain). Taxonomy and evolution of multisporangial reproductive structures. *Facies* 53: 79-95.
- Torre, E. 1958. Estado actual del conocimiento de las Rías gallegas. En: *Homenaxe a Otero Pedrayo*. Galaxia. Vigo. pp: 237-250.
- United Nations Environment Program, UNEP. 2009. *State of knowledge of the geographical distribution of the coralligenous and other calcareous bio-concretions in the Mediterranean*. UNEP, RAC/SPA, Tunis. 93 pp. <http://www.rac-spa.org/nfp/>.
- Urgorri, V., Troncoso, J.S. & Dobasro, J.F. 1992. Malacofauna asociada a una biocenosis de maerl en la ría de Ferrol (Galicia, NO España). *Anales de Biología (Biología Ambiental)* 18(7): 161-174.
- Valenzuela, S. 2001. Catálogo de las algas recogidas por F. Miranda en la Ría de Pontevedra (NO de España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 11: 5-39.
- Valiña, M. 2001. *Cartografía de los moluscos bivalvos de bancos marisqueros de sustratos blandos de las costas de Galicia*. Tesis de licenciatura. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela. 525 pp.
- Vannucci, G., Piazza, M. & Fravega, P. 1997. Occurrence of *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin in the late Miocene of Northwestern Italy. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 36(3): 417-419.
- Varela, M., Prego, R., Pazos, Y. & Moroño, A. 2005. Influence of upwelling and river runoff interaction on phytoplankton assemblages in a middle Galician ria and comparison with northern and southern rias (NW Iberian Peninsula). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64: 721-737.
- Varela, M., Prego, R. & Pazos, Y. 2008. Spatial and temporal variability of phytoplankton biomass, primary production and community structure in the Pontevedra Ria (NW Iberian Peninsula): oceanographic periods and possible response to environmental changes. *Marine Biology* 154(3): 483-499.
- Varela, R.A., Rosón, G., Herrera, J.L., Torres-López, S. & Fernández-Romero, A. 2005. A general view of the hydrographic and dynamical patterns of the Rías Baixas adjacent sea area. *Journal of Marine Systems* 54: 97-113.
- Verlaque, M. 2002. Morphology and reproduction of *Dasya sessilis* (Ceramiales, Rhodophyta): an introduced Asiatic species thriving in Thau Lagoon (France, Mediterranean Sea). *Phycologia* 41(6): 612-618.
- Vidal Romaní, J.R. 1984. A orixe das Rías galegas. Estado da cuestión (1886-1983). En: *Cuadernos da Área das Ciencias Mariñas*. Seminario de Estudos Galegos. Edicións do Castro. Sada. Pp: 13-25.
- Vilas, F., Nombela, M.A., García-Gil, E., Alejo, I., Rubio, B. & Pazos, O. 1995. *Cartografía de sedimentos submarinos. Ría de Vigo*. Departamento de Recursos Naturales y Medio Ambiente (Área de Estratigrafía), Universidad de Vigo y Xunta de Galicia. 40 pp.
- Vilas, F., Bernabeu, A.M. & Méndez, G. 2005. Sediment distribution pattern in the Rías Baixas (NW Spain): main facies and hydrodynamic dependence. *Journal of Marine Systems* 54: 261-276.

- Vilas, F., Rey, D., Rubio, B., Bernabeu, A., Méndez, G., Durán, R. & Mohamed, K. 2008. Los fondos de la Ría de Vigo. Composición, distribución y origen del sedimento. En *La Ría de Vigo. Una aproximación integral al ecosistema marino de la Ría de Vigo*. González-Garcés, A., Vilas F. & Álvarez, X.A. (Eds.) Instituto de Estudios Vigueses, Vigo. Pp: 17-49.
- Villares, R., Puente, X. & Carballeira, A. 1999. Nitrogen and phosphorus in *Ulva* sp. in the Galician Rias Bajas (northwest Spain): seasonal fluctuations and influence of growth. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 15(1-4): 337-341.
- Villas-Boas, A.B., Riosmena-Rodríguez, R., Amado Filho, G.M., Maneveldt, G. & Figueiredo, M. 2009. Rhodolith-forming species of Lithophyllum (Corallinales, Rhodophyta) from Espírito Santo State, Brazil, including the description of *L. depressum* sp. nov. *Phycologia* 48(4): 237-248.
- Wegeberg, S. & Pueschel, C.M. 2002. Epithallial and initial cell fine structure in species of *Lithothamnion* and *Phymatolithon* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia* 41(3): 228-244.
- Williams, S.L. & Smith, J.E. 2007. A global review of the distribution, taxonomy, and impacts of introduced seaweeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 38: 327-359.
- Wilson, S., Blake, C., Berges, J.A. & Maggs, C.A. 2004. Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation* 120: 279-289.
- Woelkerling, W.J. 1983a. A taxonomic reassessment of *Lithothamnion* (Corallinales, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. *British Phycological Journal* 18: 299-327.
- Woelkerling, W.J. 1983b. A taxonomic reassessment of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. *British Phycological Journal* 18(3): 299-328.
- Woelkerling, W.J. 1985. A taxonomic reassessment of *Spongites* (Corallinales, Rhodophyta) based on studies of Kützinger's original collections. *British Phycological Journal* 20: 123-153.
- Woelkerling, W.J. 1988. *The Coralline Red Algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinales*. Oxford University Press, London, Oxford. 268 pp.
- Woelkerling, W.J. & Irvine, L.M. 1986a. The neotypification and status of *Mesophyllum* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia* 25(3): 379-396.
- Woelkerling, W.J. & Irvine, L.M. 1986b. The typification and status of *Phymatolithon* (Corallinales, Rhodophyta). *British Phycological Journal* 21(1): 55-80.
- Woelkerling, W.J., Irvine, L.M. & Harvey, A.S. 1993. Growth-forms in non-geniculate Coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany* 6: 277-293.
- Xunta de Galicia. 1994. Decreto 424/1993. Diario Oficial de Galicia. DOG: 229-243.
- Xunta de Galicia. 2002a. Orden de 15 de enero de 2002 por la que se regula la extracción y comercialización de Vieira (*Pecten maximus*). *Diario Oficial de Galicia* 12: 602-607.
- Xunta de Galicia. 2002b. Diario Oficial de Galicia. DOG: 15135-15136. <http://www.xunta.es>.
- Xunta de Galicia. 2004. Orde do 26 de outubro de 2004 pola que se regula a alternancia de artes para embarcacións que faenen en augas da Comunidade Autónoma de Galicia. *Diario Oficial de Galicia* 215: 14951-14954.
- Xunta de Galicia. 2005. *Georreferenciación y cartografiado de los bancos marisqueros de Galicia. Evaluación del impacto marisquero. Los recursos marinos de Galicia. Serie técnica nº 4*. Xunta de Galicia. 280 pp.
- Xunta de Galicia. 2007a. Decreto 88/2007 do 19 de abril, polo que se regula o Catálogo galego de Especies Amenazadas. *Diario Oficial de Galicia* 89: 7409-7423.
- Xunta de Galicia. 2007b. Decreto 87/2007 do 12 de abril, polo que se crea a reserva mariña de interese pesqueiro Os Miñarzos. *Diario Oficial de Galicia* 88: 7314-7318.
- Xunta de Galicia. 2008a. *Rexistro de buques pesqueiros da comunidade autónoma de Galicia*. Xunta de Galicia. 110 pp. <http://www.pescagalicia.com>.
- Xunta de Galicia. 2008b. *Navajas y longueirones: biología, pesquerías y cultivo*. A. Guerra & C. Lodeiros (Eds.). Xunta de Galicia. 390 pp.
- Xunta de Galicia. 2009. Decreto 28/2009 do 29 de xaneiro, polo que se crea a reserva mariña de interese pesqueiro Ría de Cedeira. *Diario Oficial de Galicia* 33: 3198-3203.
- Zuccarello, G., Prud'Homme van Reine, W.F. & Stegenga, H. 2004. Recognition of *Spyridia griffithsiana* comb. nov. (Ceramiales, Rhodophyta): a taxon previously misidentified as *Spyridia filamentosa* from Europe. *Botanica Marina* 47: 481-489.



El término “maërl” hace mención a las algas coralináceas no geniculadas, ramificadas y de vida libre, compuestas por un nódulo central algal de la misma naturaleza, que suelen formar depósitos marinos vivos; mientras que los fondos de cascajo están compuestos por la acumulación de restos de conchas muertas.

Esta tesis doctoral contempla el estudio ficológico de los fondos de maërl y cascajo de Galicia (N.O. Península Ibérica) centrándose en cuatro objetivos principales: (1) distribución, cartografía, variaciones morfológicas del maërl y su relación con el hábitat, (2) estudio de las especies formadoras y su flora asociada, (3) dinámica estacional de la comunidad de maërl y (4) estado de conservación y medidas de protección de los fondos de maërl gallegos.

Se han muestreado 1117 puntos en 8 rías gallegas (Viveiro, O Barqueiro, Ferrol, Camariñas, Muros-Noia, Arousa, Pontevedra y Aldán, y Vigo) mediante draga y buceo autónomo hasta 47 m de profundidad, de noviembre de 2003 a junio de 2009. Se han recolectado un total de 1602 muestras y georreferenciado 111 bancos de maërl: 3 en la Ría de Ferrol, 13 en la Ría de Muros-Noia, 43 en la Ría de Arousa, 29 en la Ría de Pontevedra y Aldán y 23 en la Ría de Vigo. Los fondos de maërl de Galicia ocupan un área total de 21.78 km², desde el intermareal inferior hasta 41 m de profundidad. Están compuestos fundamentalmente por *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides*, y una nueva tercera especie perteneciente al género *Mesophyllum*, pero sólo encontrada en una localidad.

La flora asociada al maërl y cascajo estudiada en esta tesis comprende 227 especies: 10 Cyanophyta, 158 Rhodophyta, 34 Ochrophyta y 25 Chlorophyta. Varias especies, como por ejemplo *Cladophora rhodolithicola*, *Chrysomenia wrightii*, *Rhododiscus pulcherrimus* stadium, *Peyssonnelia immersa*, *P. armorica*, *P. harveyana*, *Polysiphonia fibrata*, *Petroderma maculiforme*, *Phycocelis foecunda* o *Pseudolithoderma roscoffense* tienen interés corológico para la Península Ibérica y Galicia. Se han estudiado los cambios a largo plazo de los fondos de maërl gallegos y evaluado su estado de conservación de acuerdo con los principales impactos: acuicultura, marisqueo, especies alóctonas, alteración de la dinámica litoral, etc. Se han seleccionado 25 áreas de maërl para ser considerados en futuros planes de conservación, atendiendo a su relevancia en el contexto de las rías gallegas (extensión, intervalo de profundidad, sustrato, cobertura de maërl, ratio de maërl vivo/muerto, espesor máximo de la capa viva de maërl, especies formadoras de maërl y rango medio de tamaño de maërl) y amenazas potenciales.